



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Aspectos comportamentales y fisiológicos involucrados en la sociabilidad de guanacos silvestres.

Tesis presentada para optar al título de Doctora de la Universidad de Buenos Aires en el área: **CIENCIAS BIOLÓGICAS**

Lic. Antonella Panebianco

Director de Tesis: Dr. Pablo Daniel Carmanchahi

Consejero de Estudios: Dr. Matías Pandolfi

Lugar de trabajo: Grupo de Investigaciones en Eco-Fisiología de Fauna Silvestre (GIEFAS), INIBIOMA, Asentamiento Universitario de San Martín de los Andes (Universidad Nacional del Comahue), CONICET

Buenos Aires, 2018.

Aspectos comportamentales y fisiológicos involucrados en la sociabilidad de guanacos silvestres.

Resumen

La agregación y la interacción entre individuos son componentes cruciales en la sociabilidad de las distintas especies de ungulados, que guardan relación con el éxito reproductivo a través de diversas variables tales como la presión de depredación, exposición a patógenos, la agresión, el éxito de forrajeo y la selección sexual, entre otros. Dentro de este diverso grupo, los camélidos sudamericanos son los herbívoros nativos de mayor distribución en Sudamérica y entre ellos, el guanaco (*Lama guanicoe*) presenta características interesantes para evaluar la sociabilidad. Esta especie posee una amplia flexibilidad adaptativa y éxito de colonización, debido a sus características anatómicas, etológicas y ecofisiológicas, que le permite adecuarse a distintos escenarios ecológicos y sociales. Esta tesis fue realizada en la Reserva Provincial de la Payunia (Mendoza) y presenta tres ejes principales: 1) analizar la densidad de la población y de los machos de guanaco en función de atributos ambientales y antrópicos, mediante la aplicación de Modelos de Densidad de Superficie; 2) estudiar los factores sociales y ecológicos que modulan el comportamiento agonístico en machos de guanacos a lo largo de la época reproductiva. Dentro de este eje, también se discute la dinámica de los sistemas de apareamiento y se generan nuevas hipótesis acerca de las estrategias reproductivas alternativas en guanacos; y 3) describir los mecanismos fisiológicos (mediados por cortisol y testosterona) que modulan el comportamiento agonístico en machos de guanacos, a partir de la aplicación de métodos no invasivos. Dentro de los principales resultados de esta tesis, se pueden destacar: 1) la productividad vegetal primaria y el riesgo de depredación influyen en la distribución de la población de guanacos y de los machos en particular; 2) La presencia, frecuencia y nivel de agresión de las interacciones agonísticas parecen estar más relacionadas con el tamaño del grupo que con las características ambientales. La duración del comportamiento agonístico fue mayor en ambientes mixtos (pastizal/arbustal), que estaría relacionado con una estrategia reproductiva en defensa de los recursos; 3) Las concentraciones de metabolitos fecales de cortisol y testosterona fueron mayores en el pico de la época reproductiva. La relación entre el comportamiento agonístico y la concentración de estas hormonas fue diferente dependiendo del tipo de variable respuesta analizada.

Los aportes de esta tesis amplían el conocimiento biológico de base de las poblaciones naturales de guanacos y refuerzan los datos que demuestran el valor adaptativo de la especie a los ambientes donde habitan. En particular, se aportan nuevos datos biológicos intrínsecos a la especie y en relación con aspectos ambientales y antrópicos que permiten conocer con mayor profundidad e integración la dinámica social del guanaco y generan nueva información que sirve de herramienta para el manejo de esta especie.

Palabras clave

Lama guanicoe, comportamiento agonístico, territorialidad, mediadores fisiológicos, sistemas de apareamiento

Behavioural and physiological aspects involved in the sociability of wild guanacos

Abstract

Aggregation and interaction between individuals are crucial components in the sociability of different species of ungulates, which are related to reproductive success through several variables such as predation pressure, exposure to pathogens, aggression, foraging success and sexual selection, among others. Within this diverse group, South American Camelids are the most widely distributed native herbivores in South America and among them, the guanaco (*Lama guanicoe*) exhibits interesting characteristics to assess sociability. This species presents a wide adaptive flexibility and colonization success due to its anatomical, ethological and ecophysiological features, which allows it to adapt to different ecological and social scenarios. This thesis was carried out in La Payunia Provincial Reserve (Mendoza) and includes three main axes: 1) to analyze the population and males guanaco distribution as a function of environmental and anthropogenic attributes, through the application of Density Surface Models; 2) to study the social and ecological factors that modulate the agonistic behavior in guanaco males throughout the reproductive season. Within this axis, the dynamics of mating systems are also discussed and new hypotheses are generated about alternative reproductive strategies in guanacos; and 3) to describe the physiological mechanisms (mediated by cortisol and testosterone) that modulate the agonistic behavior in guanaco males, through the application of non-invasive methods. Among the main results of this thesis, the following stand out: 1) Primary productivity and predation risk influence the distribution of the guanaco population and of males; 2) The presence, frequency and level of aggression of agonistic interactions seem to be more related to group size than to environmental characteristics. The duration of agonistic behavior was greater in mixed environments (grassland/shrubland), which would be related to a resource-defence reproductive strategy; 3) The concentrations of fecal metabolites of cortisol and testosterone were higher at the peak of the reproductive season. The relationship between agonistic behavior and the concentration of these hormones was different depending on the type of response variable analyzed.

The contributions of this thesis improve the basic biological knowledge of wild guanaco populations and reinforce the data that demonstrate the adaptive value of the species to the environments where it lives. In particular, new biological data is provided for the species and in relation to environmental and anthropogenic factors that allow knowing with greater depth and integration the social dynamics of the guanaco and generate new information that serves as a tool for the management of this species.

Keywords

Lama Guanicoe, agonistic behaviour, territoriality, physiological mediators, mating systems

Agradecimientos

Hay muchas personas e instituciones a las que quiero agradecer por ayudarme en distintos aspectos de la elaboración de esta tesis. Sin cada una de estas partes, este trabajo sin duda no sería lo mismo.

En primer lugar, quisiera agradecer al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, por otorgarme una beca para poder realizar mi doctorado, al INIBIOMA y a la Universidad Nacional del Comahue, por brindarme un lugar de trabajo y un marco adecuado para poder llevar a cabo este trabajo. A la Dirección de Recursos Naturales Renovables de la Provincia de Mendoza por los permisos otorgados para realizar mi investigación en la Reserva La Payunia. También quisiera agradecer muy especialmente a la Universidad de Buenos Aires, una institución que no sólo me enseñó de biología, sino también a desarrollar un pensamiento crítico en todos los aspectos de la vida. A la Universidad Pública y Gratuita, agradecida siempre.

En segundo lugar, quiero agradecer a mis directores, el Dr. Pablo Carmanchahi y la Dra. Paula Taraborelli, que me acompañaron desde el principio y me alentaron a seguir mis ideas. Su entrega a la tarea de directores sin duda ha ayudado mucho a mi formación profesional y personal. Gracias Pablo por enseñarme también que hacer ciencia es mucho más que hipótesis y análisis estadísticos; que también es estar en el medio del campo, compartiendo un mate con pobladores y aprender de ellos; gracias por enseñarme que la ciencia es mejor en equipo.

También quisiera agradecer a los miembros del Comité de Seguimiento de Tesis y a mi Consejero de Estudios, María Busch, Javier Pereira y Matías Pandolfi, por su atento seguimiento a los avances de esta tesis y por sus sugerencias que enriquecieron mucho este trabajo.

A los compañeros de oficina y colegas de Junín y San Martín, Gabriel Stecher, Marcelo Impemba, Graciela Maragliano, Mariana Carro, Gustavo Fernández, Romina González Musso, Andrés Novaro y Susan Walker, que han aportado desde distintos aspectos al desarrollo de este trabajo.

A los compañeros/as en el campo y en el grupo de investigación, que han ayudado muchísimo en todos los pasos de este trabajo, desde la discusión de las primeras ideas, el trabajo de campo, hasta la discusión de resultados y nuevas ideas: Natalia Schroeder, Ramiro Ovejero, Antonela Marozzi, Leonardo Leggieri y Pablo Gregorio. Con cada uno de ellos/as he compartido momentos trabajando y creciendo, con entusiasmo y entrega.

También quiero agradecer a los Guardaparques de La Payunia. Todos ellos compartieron las campañas con mucho entusiasmo e interés y nos recibieron en su casa con mucha hospitalidad. Además, quisiera agradecer especialmente a aquellos que contribuyeron en la recolección de datos y brindaron el apoyo logístico fundamental para las tareas de campo: Martín Palma, Andrés Castro, Marcos Vazquez, Edgardo Soto, Pelado Navas, Aníbal Soto, Lucas Aros, Luciana Quiroga, Nahir Manfré y Érica Rojas.

Quiero agradecer muy especialmente a los pobladores de La Payunia y alrededores: la Pancha y su familia, Eleuterio y Raúl Cáceres, Perico, Jorge Soto, Armandina, el Becho, Bernabé y

Rogelia. Gracias por su hospitalidad y las largas charlas de mate en el campamento de esquila, por compartir días duro de trabajo y noches largas de festejo luego de esquilas exitosas, gracias por cuidarme con las comidas y estar siempre predipuestos/as a ayudar.

A José Carlos Fernández, Nahir Delgado, Constanza Mozzoni, Bruno Varela y Valentina Ellis, que me acompañaron en el campo, se interesaron por este proyecto y pusieron lo mejor de ellos para que todo salga bien.

A Rupert Palme y Edith Kobletz, que durante mi estadía en su laboratorio, dedicaron tiempo y esfuerzo y enseñarme todos los detalles de las técnicas utilizadas para realizar la medición de hormonas. También, a Veronica Arana y Maxi Estravis, del INTA Bariloche, que facilitaron los medios para poder realizar las extracciones hormonales.

También quiero agradecer a los amigos y colegas que me dio la vida. A Maru, por recibirme como pasante allá por el 2012 y compartir largas horas de camioneta y trabajo de campo. También por brindarme apoyo logístico y fundamental para que este trabajo se lleve a cabo. A Lara Heidel, compañera de militancia ambiental y de largos mates, entre medio de los análisis estadísticos. A Luci y Nico, verdaderos amigos que me dio esta profesión gracias por darme una mano gigante en los análisis estadísticos de esta tesis. Luci, te dedico nuevamente las palabras que escribí para vos en mi tesis de licenciatura: amiga y compañera de convicciones, gracias por darme siempre la palabra justa de aliento y por estar siempre presente para darme una mano, aún en la distancia.

También quisiera agradecer a mis amigos y amigas de Junín de los Andes, Viki, Alex, Sole, Pablo, Juli, Agu y Vale, que me bancaron con cuidados de la casa y Zissou durante las largas campañas y me dieron una palabra de aliento cada vez que lo necesité.

A la familia Gregorio, a Ricardo, Noemí, Fede y Nico, por ser mi segunda familia en este lugar, por cuidarme y apoyarme, por alegrarse conmigo en cada etapa de esta tesis. Gracias por estar siempre.

Quiero agradecer muy especialmente a mi familia, a Meli, por su constante interés y preocupación por mí y por este trabajo. A mi papá y a mi mamá, por su amor incondicional. Por su compañía y apoyo constante. Por entenderme en todo momento. A ellos, que desde un principio entendieron la pasión por lo que hago. Gracias por acompañarme en cada paso de este camino.

Y por último, mi mayor agradecimiento a mi compañero de vida, a Pablo, por estar presente desde un principio, acompañarme y ayudarme en todo. Gracias a la vida que nos encontró corriendo guanacos y a vos por compartirla conmigo.

¡Muchas gracias!

*A Susana y Daniel, que con su apoyo y comprensión me acompañaron siempre en este
maravilloso camino de conocer la vida*

Y a Pablo, por estar en cada momento y acompañarme siempre. Por acompañarnos.

RESUMEN.....	1
ABSTRACT	2
AGRADECIMIENTOS.....	3
CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN GENERAL	9
1.1 LA FISIOLÓGIA ECOLÓGICA.....	10
1.2 LOS CAMÉLIDOS SUDAMERICANOS: EL GUANACO COMO MODELO DE ESTUDIO	10
1.3 DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA HISTÓRICA Y ACTUAL DE LA ESPECIE.....	12
1.4 ESTADO DE CONSERVACIÓN DEL GUANACO	16
1.5 MANEJO DE POBLACIONES SILVESTRES COMO HERRAMIENTA PARA LA CONSERVACIÓN DEL GUANACO.	17
1.5.1 USO HISTÓRICO Y ACTUAL DE LA ESPECIE E IMPACTO DE LAS ACTIVIDADES HUMANAS	17
1.5.2 LA ESQUILA DE GUANACOS SILVESTRES COMO UNA HERRAMIENTA DE CONSERVACIÓN	18
1.6 ORGANIZACIÓN SOCIAL DEL GUANACO	19
1.7 SISTEMAS DE APAREAMIENTO.....	21
1.7.1 ASPECTOS REPRODUCTIVOS	22
1.8 COMPORTAMIENTO Y ESTRATEGIAS DE FORRAJEIO	23
1.9 OBJETIVO GENERAL, JUSTIFICACIÓN Y ORIGINALIDAD DE LA TESIS.....	23
1.9.1 ESTRUCTURA DE LA TESIS.....	24
1.10 ÁREA DE ESTUDIO	25
1.11 DISEÑO DE MUESTREO GENERAL.....	29
CAPÍTULO 2: PATRONES ESPACIALES Y ESTACIONALES DE DISTRIBUCIÓN DEL GUANACO DURANTE LA ÉPOCA REPRODUCTIVA	31
2.1 INTRODUCCIÓN	32
2.1.1 FACTORES QUE REGULAN LA DISTRIBUCIÓN DE ESPECIES ANIMALES	33
2.1.2 FACTORES QUE INFLUYEN EN LA DISTRIBUCIÓN DE GUANACOS.....	35
2.1.3 MODELOS DE DENSIDAD DE SUPERFICIE: UNA HERRAMIENTA ESPACIAL PARA ESTUDIAR LA DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES.....	36
2.2 OBJETIVOS, HIPÓTESIS Y PREDICCIONES	37
2.3 MATERIALES Y MÉTODOS.....	38
2.3.1 ÁREA DE ESTUDIO Y DISEÑO EXPERIMENTAL	38
2.3.2 MODELOS DE DENSIDAD DE SUPERFICIE	39
2.3.2.1 Ajuste de la función de detección	39
2.3.2.2 Modelado	40
2.3.2.3 Estimación de variables predictoras	41
2.4 RESULTADOS	42
2.4.1 PATRONES DE DISTRIBUCIÓN ESPACIAL Y TEMPORAL A NIVEL POBLACIONAL	42
2.4.1.1 Función de detección	42

2.4.1.2 Modelos de densidad de superficie	44
2.4.2 PATRONES DE DISTRIBUCIÓN ESPACIAL Y TEMPORAL A NIVEL DE MACHOS.....	47
2.4.2.1 Función de detección	47
2.4.2.2 Modelos de densidad de superficie	49
2.5 DISCUSIÓN.....	53
2.5.1 MODELOS DE DENSIDAD DE SUPERFICIE A NIVEL POBLACIONAL.....	54
2.5.2 MODELOS DE DENSIDAD DE SUPERFICIE A NIVEL DE MACHOS	57

ANEXO 1.....	60
---------------------	-----------

CAPÍTULO 3: FACTORES SOCIALES Y ECOLÓGICOS QUE MODULAN EL COMPORTAMIENTO AGONÍSTICO EN GUANACOS SILVESTRES

3.1 INTRODUCCIÓN	62
3.1.1 LA ECOLOGÍA DEL COMPORTAMIENTO: EL COMPORTAMIENTO ANIMAL DESDE EL PUNTO DE VISTA EVOLUTIVO	62
3.1.2 LA SOCIABILIDAD EN EL MUNDO ANIMAL	64
3.1.3 LA PLASTICIDAD DEL COMPORTAMIENTO SOCIAL.....	66
3.1.4 EL COMPORTAMIENTO AGONÍSTICO	68
3.1.5 DINÁMICA DE LOS SISTEMAS DE APAREAMIENTO.....	71
3.2 OBJETIVOS, HIPÓTESIS Y PREDICCIONES	74
3.3 MATERIALES Y MÉTODOS	76
3.3.1 ÁREA DE ESTUDIO Y DISEÑO EXPERIMENTAL	76
3.3.2 ESTIMACIÓN DE VARIABLES AMBIENTALES	77
3.3.3 DINÁMICA DE LOS SISTEMAS DE APAREAMIENTO.....	78
3.3.4 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS	79
3.3.4.1 Análisis del comportamiento agonístico.....	79
3.3.4.2 Análisis de los niveles de agresión del comportamiento agonístico.....	80
3.3.4.3 Dinámica de los sistemas de apareamiento.....	80
3.4 RESULTADOS	80
3.4.1 ANÁLISIS DEL COMPORTAMIENTO AGONÍSTICO.....	80
3.4.2 ANÁLISIS DE LOS NIVELES DE AGRESIÓN DEL COMPORTAMIENTO AGONÍSTICO	84
3.4.3 DINÁMICA DE LOS SISTEMAS DE APAREAMIENTO.....	86
3.4.3.1 Distribución y descripción de cópulas en La Payunia.....	87
3.5 DISCUSIÓN	89
3.5.1 ANÁLISIS DEL COMPORTAMIENTO AGONÍSTICO.....	89
3.5.2 ANÁLISIS DE LOS NIVELES DE AGRESIÓN DEL COMPORTAMIENTO AGONÍSTICO	92
3.5.3 DINÁMICA DE LOS SISTEMAS DE APAREAMIENTO.....	93

ANEXO 2.....	95
---------------------	-----------

ETOGRAMA DE <i>LAMA GUANICOE</i>	95
POLÍGONOS DE VEGETACIÓN.....	98

CAPÍTULO 4: EL ROL DE LOS GLUCOCORTICOIDES Y LOS ANDRÓGENOS EN LA SOCIABILIDAD Y SU INFLUENCIA SOBRE EL COMPORTAMIENTO AGONÍSTICO..... 101

4.1 INTRODUCCIÓN	102
4.1.1 LAS HORMONAS Y LA ESTACIONALIDAD	102
4.1.2 EL ROL DE LOS GLUCOCORTICOIDES EN LA SOCIABILIDAD	104
4.1.2.1 La concepción de estrés y el modelo de alcance reactivo	104
4.1.2.2 El rol de los glucocorticoides en la sociabilidad	107
4.1.3 EL ROL DE LOS ANDRÓGENOS EN LA SOCIABILIDAD	109
4.1.4 MÉTODOS INVASIVOS Y NO INVASIVOS.....	111
4.1.5 ANÁLISIS DE HORMONAS ESTEROIDEAS EN LOS CAMÉLIDOS SUDAMERICANOS SILVESTRES	112
4.1.5.1 El modelo de alcance reactivo en guanacos	113
4.2 OBJETIVOS, HIPÓTESIS Y PREDICCIONES	114
4.3 MATERIALES Y MÉTODOS	116
4.3.1 VALIDACIÓN BIOLÓGICA	116
4.3.2 ÁREA DE ESTUDIO Y DISEÑO EXPERIMENTAL.....	118
4.3.3 RECOLECCIÓN DE MUESTRAS EN EL CAMPO.....	118
4.3.4 EXTRACCIÓN Y CUANTIFICACIÓN DE METABOLITOS FECALIS DE CORTISOL Y TESTOSTERONA	118
4.3.5 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS	119
4.3.5.1 Validación biológica	119
4.3.5.2 Perfiles hormonales durante la época reproductiva.....	119
4.3.5.3 El rol de las hormonas sobre el comportamiento agonístico	120
4.4 RESULTADOS	120
4.4.1 VALIDACIÓN BIOLÓGICA	120
4.4.2 PERFILES HORMONALES DURANTE LA ÉPOCA REPRODUCTIVA	124
4.4.3 EL ROL DE LAS HORMONAS SOBRE EL COMPORTAMIENTO AGONÍSTICO	128
4.4.3.1 Metabolitos fecales de cortisol	128
4.4.3.2 Metabolitos fecales de testosterona	132
4.5 DISCUSIÓN.....	135
4.5.1 VALIDACIÓN BIOLÓGICA	135
4.5.2 PERFILES HORMONALES DURANTE LA ÉPOCA REPRODUCTIVA	136
4.5.3 EL ROL DE LAS HORMONAS SOBRE EL COMPORTAMIENTO AGONÍSTICO	139

CAPÍTULO 5. CONCLUSIONES GENERALES..... 142

5.1 CONCLUSIONES GENERALES.....	143
5.2 PERSPECTIVAS DE CONSERVACIÓN	146
5.3 DIRECCIONES FUTURAS	147

BIBLIOGRAFÍA CITADA **150**

Capítulo 1: Introducción General



1.1 La Fisiología ecológica

La fisiología ecológica es un área de investigación reciente que ha emergido como el producto de dos disciplinas biológicas con diferentes trayectorias e historias de desarrollo: la fisiología, o el estudio de la función desde la escala molecular a la escala individual y la ecología, o el estudio de la distribución y abundancia e interacciones entre distintos tipos de organismos y de éstos con su ambiente físico (Bozinovic & Canals 2007). Uno de los objetivos de la fisiología ecológica es explicar la diversidad fisiológica de los organismos, sus respuestas a los factores bióticos y abióticos a los que está expuestos, así como las restricciones ecológicas y evolutivas que operan sobre ellos (Withers et al. 2016). Entre los objetivos principales de la fisiología ecológica, pueden mencionarse: analizar los mecanismos fisiológicos de relevancia ecológica y evolutiva, determinar cómo la variación en la fisiología afecta y es afectada por la distribución y abundancia de los animales en el espacio y el tiempo, y el estudio de los patrones y procesos por los cuales la variabilidad fisiológica se origina y/o persiste (Bozinovic & Canals 2007).

Los estudios en fisiología ecológica a menudo deben incorporar y de hecho están interesados en los mismos factores que los estudios de laboratorio controlan, tales como la variación ambiental, la condición reproductiva variable y la historia de vida, y las influencias sociales (Reeder & Kramer 2005). El surgimiento de estos estudios ha sido gracias al desarrollo de técnicas que son factibles en el campo y al advenimiento de nuevos métodos de cuantificación de distintas variables fisiológicas, incluyendo técnicas para el muestreo no invasivo de indicadores hormonales (Cavigelli & Pereira 2000; Möstl & Palme 2002; Knott et al. 2013; Ludwig et al. 2013; Kersey & Dehnhard 2014). De hecho, muchos de los estudios en esta disciplina se han centrado en la regulación hormonal en fauna silvestre, y en particular de la medición de glucocorticoides (von der Ohe et al. 2004; Benhaïem et al. 2012; Ovejero et al. 2013, 2016). La *Ecología del estrés* es una rama de la fisiología ecológica en permanente desarrollo y que se está estudiando cada vez más en condiciones naturales.

Durante el desarrollo de esta tesis se evaluarán factores ecológicos y fisiológicos relacionados con el comportamiento social de mamíferos en un entorno natural, utilizando al guanaco como modelo de estudio, y se hará hincapié en la importancia de estudios multidisciplinarios para responder preguntas de manera integradora y completa.

1.2 Los camélidos sudamericanos: el guanaco como modelo de estudio

Los Camélidos Sudamericanos (o del Nuevo mundo) se encuentran agrupados en conjunto con los camélidos del Viejo Mundo (*C. dromedarios*; *C. bactrianus*) en el Orden *Artiodactyla*, Familia *Camelidae*, subdivididos en dos tribus los *Lamini* y los *Camelini*, respectivamente (Wheeler 1995). De los camélidos sudamericanos actuales, sólo la vicuña (*Vicugna vicugna*) y el guanaco (*Lama guanicoe*) son especies silvestres, mientras que llamas y alpacas son especies domésticas (Kadwell et al. 2001). Estas especies presentan numerosas adaptaciones anatómicas y fisiológicas a los ambientes áridos y fríos donde habitan. Estas adaptaciones incluyen un pelaje que permite el aislamiento térmico en ambientes donde la

amplitud térmica diaria y estacional puede ser muy grande y un sistema digestivo altamente eficiente que facilita el aprovechamiento de pasturas con alto contenido de hemicelulosa (Vilá 2012).

El guanaco es el artiodáctilo silvestre más grande de América Latina y el herbívoro dominante de la Estepa Patagónica (Franklin 1982; Cunazza et al. 1995). En estado silvestre, llega a vivir más de 25 años y los adultos pueden alcanzar un peso de 120-130 kg, aunque la mayoría raramente supera los 100 kg (De Lamo 2011). A diferencia de las vicuñas, que se concentran en zonas del Altiplano exclusivamente, el guanaco puede vivir en una gran variedad de ambientes, desde el nivel del mar hasta 5.000 metros de altitud, adaptándose a ecorregiones muy diferentes (Puna, Altos Andes, Monte de Llanuras y Mesetas, Monte de Sierras y Bolsones, Estepa Patagónica, Bosque patagónico, Chaco Seco, Espinal, Pampa), con características topográficas (mesetas, valles, llanuras, vegas, laderas), fisonómicas (estepas, pastizales, arbustales, bosques) y climáticas contrastantes (figura 1.1; González et al. 2006; Vilá 2012). Esta flexibilidad adaptativa y éxito de colonización se debe a sus adaptaciones ecofisiológicas y comportamentales a ambientes diversos, con condiciones extremas (González et al. 2006). Los guanacos son herbívoros generalistas de selectividad intermedia, pudiendo alternar el comportamiento de forrajeo entre pastoreadores y ramoneadores, según la disponibilidad de alimento (Puig et al. 2001; Baldi et al. 2004). Son bebedores ocasionales y poseen mecanismos fisiológicos especiales para lidiar con la escasez de agua (Fowler 2010).

En áreas de buena calidad forrajera y de clima estable, las poblaciones de guanacos muestran tendencia al sedentarismo (Raedeke 1979; Franklin 1983), mientras que en zonas de alta inestabilidad climática, fuertes nevadas y baja calidad de recursos alimenticios, los guanacos pueden formar grupos mixtos numerosos y desplazarse a zonas más favorables (Franklin 1983; Ortega & Franklin 1995; Novaro et al. 2006; Bolgeri 2016). En la actualidad, la posibilidad de realizar desplazamientos por parte de grandes herbívoros está fuertemente condicionada por las modificaciones del paisaje introducidas por el ser humano, como la construcción de caminos, alambrados, zonas de producción agrícola-ganadera y ciudades. El tamaño promedio de las áreas de acción (*homeranges*) varía según si la población es sedentaria o migratoria (Franklin 1983; Bolgeri 2016). Por ejemplo, en la provincia de Chubut (Patagonia Argentina), donde las poblaciones son sedentarias, las áreas de acción anuales de individuos en grupos familiares se estimaron entre 4 y 9 km² (Burgi 2005), estables en el espacio y en el tiempo. En contraste, en la región de La Payunia al sur de la provincia de Mendoza, datos recientes revelaron que esta población migratoria posee áreas de acción variables durante el año, de entre 1450-2930,4 km² (áreas anuales) y estacionalmente, entre 3-318,8km² en verano y 18,5-1203,5 km² en invierno (Bolgeri 2016).

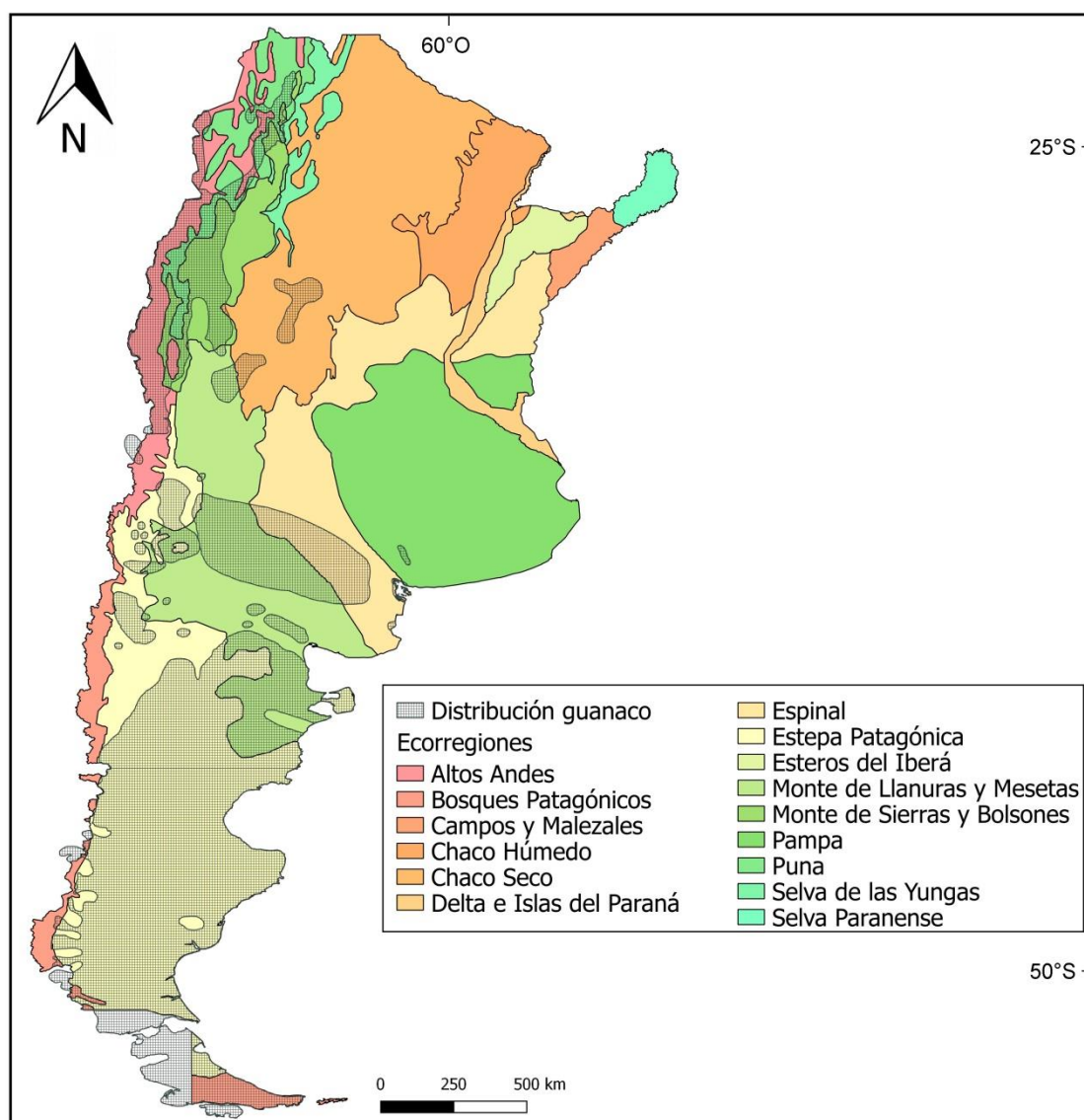


Figura 1.1: Rango de distribución actual del guanaco en Argentina (polígonos grises), indicando las ecorregiones que esta especie habita. Estas son Puna, Altos Andes, Monte de Llanuras y Mesetas, Monte de Sierras y Bolsones, Estepa Patagónica, Bosque patagónico, Chaco Seco, Espinal, Pampa. Rango de distribución tomado de Baldi et al. (2013)

1.3 Distribución geográfica histórica y actual de la especie

En períodos previos a la conquista de los españoles, las poblaciones de guanacos se encontraban a lo largo de un gradiente altitudinal, desde la costa del Océano Pacífico hasta la cordillera de los Andes, y desde el norte del Perú hasta Tierra del Fuego y la Isla Navarino (Cunazza et al. 1995; Wheeler 1995; Marín et al. 2008). Al este, se extendían hasta el Chaco paraguayo y a través de las pampas hasta la costa Atlántica de Argentina (Torres 1985; Wheeler 1995; Marín et al. 2008). La población original de guanacos presente durante este

período fue estimada entre 30-50 millones de animales (Raedeke 1979). Esta abundancia fue disminuyendo drásticamente debido al impacto de la caza indiscriminada y la cría comercial de ovejas, y a fines del siglo XIX, la población de guanacos descendía a 10 millones de individuos (Cabrera & Yepes. 1940; Torres 1985; Wheeler 1995). Para la década de 1980 la cantidad de individuos de esta especie no superaba los 600.000 animales para todo el Cono Sur (menos del 15% de la abundancia original) con el 96% del total de la población concentrada en Argentina (Franklin 1982; Torres 1985), principalmente en la región Patagónica (figura 1.2). Relevamientos más actualizados, aunque con errores de muestreo muy elevados, reportaron que para el año 2000, la Patagonia Argentina albergaba alrededor de 430.000 guanacos (Amaya et al. 2001), mientras que el Primer Censo Nacional de Camélidos Silvestres al Norte del Río Colorado realizado en 2006 (Baigún et al. 2008) reportó una abundancia total de entre 30.000 y 36.000 animales para las provincias de Jujuy, Salta, Catamarca, La Rioja, San Juan, Mendoza y San Luis. La última evaluación realizada para la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) en 2016 categoriza a la especie como *Least Concern*, estimando un tamaño poblacional de entre 1,2 y 1,9 millones de individuos para toda el área de distribución en Argentina (González & Acebes 2016).

Actualmente, el guanaco ocupa sólo el 40% de su distribución original (figura 1.2) que se presenta fragmentada en poblaciones relativamente aisladas y que en su mayoría se concentran en áreas protegidas y estancias privadas (Franklin et al. 1997; Baldi et al. 2010). En Chile, la superficie ocupada por guanacos se retrajo un 75% (Cunazza et al. 1995). Existen poblaciones relictuales en Perú (Wheeler 2006; Véliz & Hoces 2007), Bolivia (Cuéllar & Fuentes 2000; Nuñez, datos no publicados) y Paraguay (Villalba 2004) y se lo considera extinguida en Ecuador (Cunazza et al. 1995).

En Argentina, existe una alta heterogeneidad en la distribución poblacional actual de la especie, aunque muchas de las estimaciones requieren ser actualizadas (Baldi et al. 2008). Las poblaciones más abundantes de guanacos se presentan en la región Patagónica (Neuquén, Río Negro, Chubut, Santa Cruz, Tierra del Fuego y el Sur de Mendoza), con densidades que pueden superar los 30 guanacos/km². También existen poblaciones con densidades bajas (<5 guanacos/km²) o muy bajas (<2 guanacos/km²) en algunos ambientes de Chubut, Río Negro, Neuquén, San Juan, La Rioja y Catamarca, con alto grado de fragmentación entre ellas (Puig et al. 1997, 2003, Baldi et al. 2001, 2010; Novaro et al. 2007; Acebes et al. 2010; Pedrana et al. 2010). Para el resto del territorio Argentino, las densidades están por debajo de 1 guanaco/km², con algunas poblaciones relictuales en La Pampa, Córdoba y Provincia de Buenos Aires (Sosa & Sarasola 2005; Puig & Videla 2007). La caza excesiva, la degradación del hábitat debido a altas cargas de ganado ovino y la competencia interespecífica son las causas más citadas de la extinción local del guanaco en gran parte de su rango de distribución original y de la fragmentación de las poblaciones actuales (Raedeke 1979; Franklin 1982; Cunazza et al. 1995; Novaro et al. 2000a; Baldi et al. 2001, 2010).

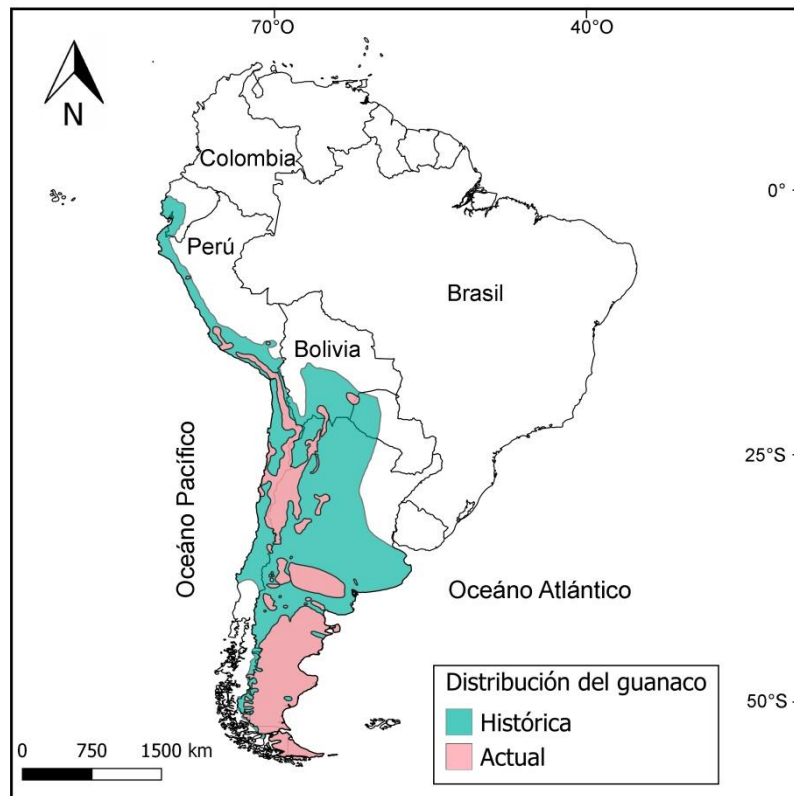


Figura 1.2: Rango de distribución histórica y actual del guanaco en Sudamérica (modificado de Franklin et al. 1997). En términos histórico-ecológicos, las poblaciones de guanacos se encontraban a finales del siglo XIX, distribuidas por todos los Dominios Biogeográficos de Argentina, únicamente estaba ausente en el dominio amazónico (Yungas-Selva paranaense).

Actualmente, las áreas protegidas son demasiados pequeñas para contener grandes poblaciones (Baldi et al. 2010). El guanaco se encuentra presente en 50 áreas protegidas de Argentina, entre Parques Nacionales, Áreas Natural Protegidas provinciales, Reservas Provinciales y Reservas Naturales, entre otras (figura 1.3; Carmanchahi, datos no publicados). En total, abarcan una superficie de 9.143.309 ha., que tan sólo representan el 3,3% del territorio Argentino. Es importante destacar también, que el cálculo de esta área se encuentra sobreestimado, ya que incluye la supertficie total de las áreas protegidas, y no el área efectiva de uso por parte del guanaco.

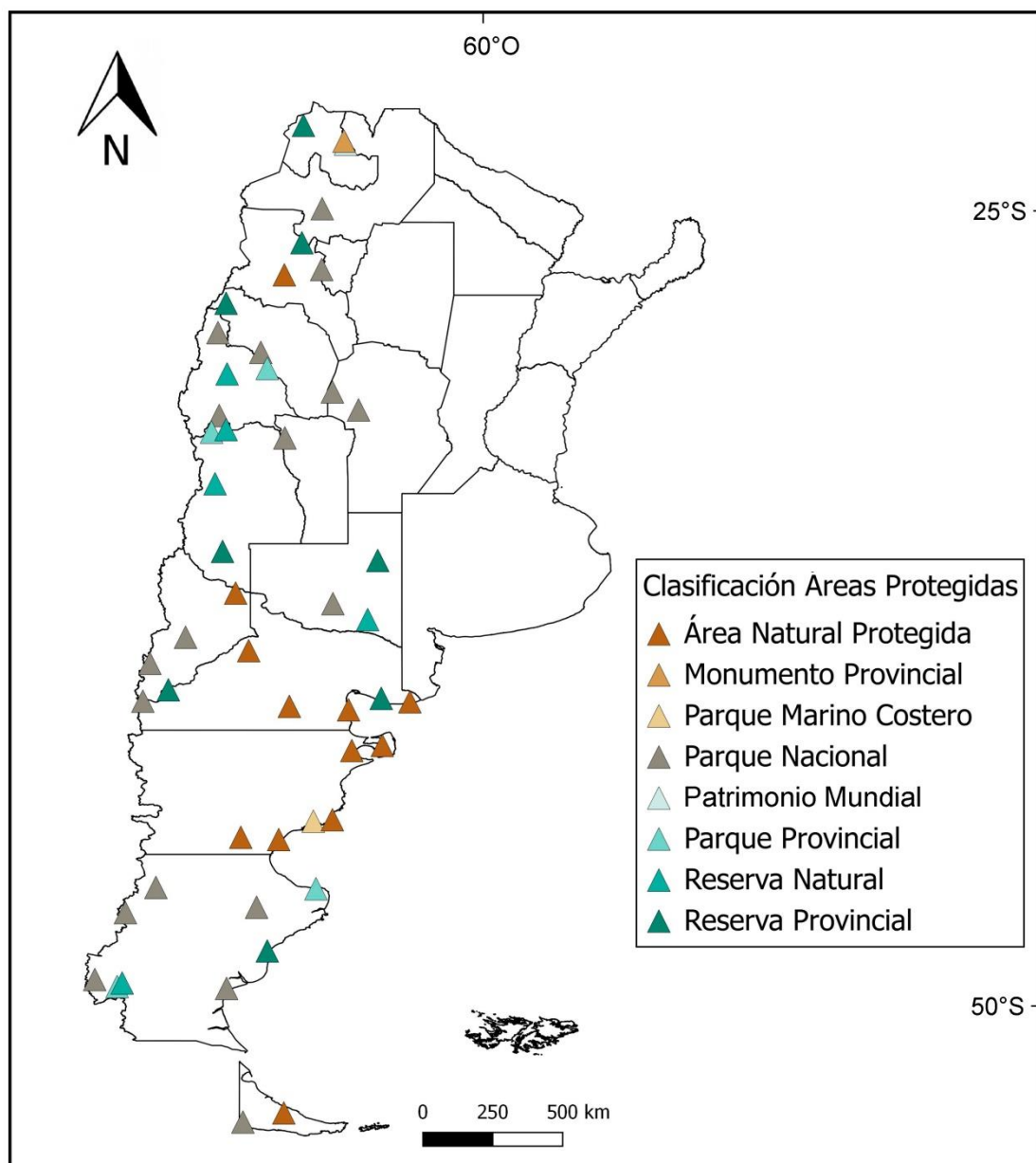


Figura 1.3: Ubicación de las áreas protegidas de Argentina, en las que el guanaco se ha registrado. Se incluyen Parques Nacionales: Tierra del Fuego, Monte de León, Los Glaciares, Patagonia, Perito Moreno, Bosque Petrificado de Jaramillo, Lanín, Laguna Blanca, Nahuel Huapi, Parque Interjurisdiccional Marino Costero Patagonia Austral, Lihué Calel, Talampaya, San Guillermo, El Leoncito, Sierra de las Quijadas, Quebrada del Condorito (reintroducido desde poblaciones de semi-silvestría y cautiverio de Río Negro y Buenos Aires, respectivamente), Campo Los Alisos, Los Cardones, y Parque Nacional Traslasierra; Áreas Naturales Protegidas provinciales: Sierras de Belén, El Doradillo, Península de Valdés, Punta del Marqués, Bosque Petrificado Sarmiento, Cabo Dos Bahías Auca Mahuida, Complejo Islote Lobos, Meseta Somuncurá, Punta Bermeja, Valle Cretácico, Corazón de la Isla; Reservas Provinciales: Laguna Blanca, Parque Luro, Laguna Brava, La Payunia, Caleta de Los Loros, Río Limay, Los Andes, Península San Julián; Reservas Naturales: Pichi Mahuida, Laguna del Diamante, Villavicencio, Don Carmelo, Laguna Nimez; Parques Provinciales: Aconcagua, Ischigualasto, Monte Loayza, Península de Magallanes; Patrimonio Mundial: Quebrada de Humahuaca; Monumento Provincial: Laguna de Leandro; Parque Marino Costero: Patagonia Austral.

Debido a la falta de planificación de las actividades humanas, hay una continua reducción en la distribución y el tamaño poblacional, y las poblaciones remanentes se encuentran relegadas a sitios marginales de baja calidad (Baldi et al. 2010). La introducción masiva de ganado a fines del siglo XIX resultó en un proceso extendido de sobrepastoreo debido a la sobrecarga animal, que agrava el proceso de desertificación (se estima que el 30% de la región Patagónica se encuentra bajo desertificación severa; Del Valle et al. 1998) y pueden llevar a cambios irreversibles (Bisigato & Bertiller 1997). Otro problema es que el 95% de la Patagonia árida Argentina son campos privados, en donde por lo general, los guanacos no son tolerados por ser potenciales competidores del ganado doméstico (Baldi et al. 2004; Rey et al. 2012). A su vez, la caza ilegal fue la causa principal en los años '70 de declinación poblacional a lo largo de su rango de distribución (Baldi et al. 2010). La exploración y la explotación petrolera y de gas son una de las principales actividades que provocaron cambios en el paisaje, debido a la construcción de caminos de uso petrolero que facilitan la entrada y la expansión de la caza ilegal (Radovani et al. 2004). La fragmentación del paisaje produce el aislamiento de las poblaciones actuales, y pone en peligro la persistencia de las poblaciones y su rol funcional en el ecosistema (Novaro et al. 2000b). Las actividades humanas provocaron pérdida de hábitats y funcionan como una barrera para el movimiento entre las poblaciones de guanacos (Baldi et al. 2010). Este cambio en el paisaje y la pérdida de la conectividad genera un aislamiento poblacional incrementando el riesgo de extinción por la pérdida en la variación genética o por la estocasticidad ambiental o demográfica (Morris & Doak 2002).

A lo largo de toda su distribución, los guanacos son esenciales para mantener la funcionalidad del ecosistema, controlando el crecimiento y la composición de la cobertura vegetal (Fuentes & Muñoz 1995). De la misma manera, los bosteaderos de estos camélidos actúan como banco de semillas (Henríquez 2004) y son importantes fuentes de nitrógeno, fósforo y materia orgánica brindando un sustrato favorable para la germinación y establecimiento de las especies vegetales en aquellos hábitats con suelos empobrecidos (Henríquez 2004). Por otro lado, estos camélidos constituyen un ítem alimenticio fundamental en la cadena trófica de félidos y cánidos distribuida a lo largo de la Cordillera de los Andes y la Patagonia Austral (Cajal & López 1987; Franklin & Johnson 1994; Donadio et al. 2010; Bolgeri 2016; Gelin et al. 2017).

1.4 Estado de Conservación del guanaco

Como se mencionó en la sección anterior, los guanacos se clasifican en la categoría de Preocupación Menor en el Libro Rojo de especies amenazadas de la UICN (Baldi et al. 2016). Sin embargo, actualmente se encuentra en revisión esta categorización, tratando de establecer categorías a nivel regional debido a la heterogeneidad de situaciones que esta especie enfrenta a lo largo de su área de distribución. Desde el año 1981, y a pedido de la República de Perú, el guanaco está incluido en el Apéndice II de la Convención Internacional sobre el Tráfico de Especies Amenazadas de Fauna y Flora (CITES), que permite su aprovechamiento con restricciones y regulaciones. A raíz de la exportación de volúmenes elevados de cueros de guanacos desde Argentina, el Comité Permanente de CITES en marzo de 1993 recomendó suspender las importaciones de productos de guanaco provenientes de Argentina hasta que se

presentara un plan de manejo apropiado. El Ejecutivo Nacional debió convalidar en 1998 esta recomendación por intermedio de la autoridad ambiental, resolviendo su prohibición. En la actualidad, las Resoluciones N° 220/98 de la Secretaría de Recursos Naturales y Desarrollo Sustentable de la Nación (SRNyDS) y la N° 82/03 de la Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación (SAyDS) establecen directrices de manejo que regulan las actividades de exportación, tránsito interprovincial y comercialización en jurisdicción federal de productos y subproductos de guanaco. Estas normas legales sólo permiten el uso de la fibra de guanaco proveniente de animales vivos (Baldi et al. 2006; Nugent et al. 2006). Luego de un largo proceso de debate y de construcción de consensos entre autoridades competentes, especialistas científicos y técnicos, ONGs y beneficiarios del aprovechamiento comercial, en el año 2006 se elaboró el Plan Nacional de Manejo del Guanaco en Argentina (Baldi et al. 2006; Nugent et al. 2006) con el objetivo de coordinar las acciones de regulación que aseguren la conservación del guanaco en toda su área de distribución para que la especie siga cumpliendo sus roles tanto biológicos, económicos como culturales. Sin embargo, los conflictos continúan. En la provincia de Santa Cruz ha comenzado un proyecto de caza comercial en el año 2017, resultado de una excepción contenida en dos resoluciones del Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sustentable (711/2017 y 766/2018). Este proyecto sienta graves precedentes, sobre todo si la escala que se pretende alcanzar sigue creciendo y no se realizan monitoreos sistemáticos de las poblaciones.

1.5 Manejo de poblaciones silvestres como herramienta para la conservación del guanaco.

1.5.1 Uso histórico y actual de la especie e impacto de las actividades humanas

Los Camélidos (tanto las especies silvestres como las domesticadas) fueron de una importancia clave en la economía de los cazadores-recolectores originarios (Tehuelches, Mapuche, Onas, Yamana) que habitaron territorio Argentino (Casamiquela 1983; Olivera & Yacobaccio 1999). Estos grupos étnicos dependían del guanaco como fuente principal de alimento (Olivera 1999). También utilizaban las pieles como cubierta de toldos, abrigos, lazos y correas; la lana para el tejido; los tendones para fabricar hilos y los huesos para construir diversos instrumentos (Musters 1979; Mengoni 1995). Aún en la actualidad, y con una legislación que lo prohíbe, la caza de guanacos (adultos o chulengos) continúa siendo una práctica tradicional (FAO 1992).

A partir de la conquista europea en la Argentina, se produjo la introducción del ganado doméstico, como así también los trabajos derivados de la actividad agropecuaria. Igualmente, el guanaco constituyó un recurso alternativo para el poblador rural a partir de la captura de chulengos y de la caza de adultos (De Lamo 1999). Por un lado, los cueros de chulengos eran utilizados para la confección de quillangos (manta de pieles cosidas de guanaco, utilizada como capa) y, por el otro, la carne de los adultos era utilizada para la alimentación de los perros pastores. Según los primeros registros oficiales, en la década de 1950 y hasta mediados de los '70, la exportación de pieles de guanaco desde la Argentina promediaba los 70.000 ejemplares

por año (García Fernández 1993). La caza legal de chulengos para la exportación constituyó una actividad importante entre las décadas de los '70, hasta la década de los '90, en la que a partir de la recomendación de CITES en el año 1993, que propuso la suspensión de las importaciones de guanaco desde la Argentina, se llegó a la prohibición de las exportaciones por la Autoridad Ambiental Nacional (Nugent et al. 2006).

La introducción masiva del ganado doméstico en Patagonia, principalmente ovino, provocó grandes cambios la abundancia y distribución de guanacos (Baldi et al. 2001). Durante el siglo XX, producto de la degradación del hábitat por sobrepastoreo (Cunazza et al., 1995, Raedeke, 1979), el desarrollo de barreras antrópicas, la competencia con el ganado ovino por el alimento y espacio (Baldi et al., 2001; Baldi et al., 2004) y la caza indiscriminada (Baldi et al., 1997) dirigieron a la especie a una drástica reducción. La competencia por la comida entre guanacos y ovejas ha sido reclamada como una de las principales causas de la disminución de los guanacos (Raedeke 1979), aunque la caza legal y la caza furtiva de guanacos ha sido considerable y también puede haber jugado un papel importante (Franklin 1982; Cunazza et al. 1995).

Tal como se mencionó en la sección 1.4, el guanaco hoy se encuentra listado en el apéndice II de CITES que regula y restringe su aprovechamiento (Nugent et al. 2006). A partir de la aprobación del Plan Nacional de Manejo de la especie, se establecieron dos modalidades de uso, que consideran sólo las posibilidades relacionadas con el uso sustentable a partir de la obtención de fibra proveniente de la esquila de animales vivos, tanto de criaderos como de la captura y esquila de individuos silvestres. Sin embargo, las presiones para obtener autorizaciones de caza continúan, así como la caza furtiva, resultado de la escasa capacidad de control institucional. Ejemplo de ello es la autorización obtenida para comenzar un proyecto de caza comercial en Santa Cruz, como se mencionó al final de la sección 1.4.

1.5.2 La Esquila de guanacos silvestres como una herramienta de conservación

Los camélidos sudamericanos silvestres fueron reconocidos por la FAO como especies clave para el desarrollo rural de América Latina, por su importancia económica, la demanda de sus productos, y la posibilidad de generar empleos (FAO 1992). El uso de guanacos silvestres podría tener un rol fundamental en detener el proceso de desertificación de los ecosistemas áridos, proveer una alternativa económica para los productores locales e incrementar la rentabilidad de la tierra por su aptitud para usos complementarios y alternativos (Lichtenstein & Carmanchahi 2012).

El aprovechamiento sustentable de guanacos surge como una alternativa económica viable, permitiendo la coexistencia del sistema de producción ganadero tradicional y de los guanacos en silvestría (Funes et al. 2002, 2003; Baldi et al. 2006). En este sentido, la búsqueda de soluciones para el conflicto generado entre los paradigmas de conservación y producción, sumada al elevado valor comercial de la fibra en el mercado externo motivó el desarrollo de modalidades de manejo del guanaco en silvestría (Lichtenstein 2006). Los proyectos de manejo de camélidos sudamericanos silvestres comenzaron en la década del '80, sobre la base de la filosofía de las Iniciativas de Integración de la Conservación y Desarrollo (ICDPs), buscando unir la conservación de la biodiversidad con la mejora de la calidad de vida de los habitantes locales (Lichtenstein 2004; Vilá & Lichtenstein 2006). Estos proyectos, que en principio se centraron

sobre la vicuña, se basaron en la aplicación de incentivos económicos para promover el uso de fauna silvestre (Lichtenstein & Vilá 2003). Las iniciativas de captura, esquila y liberación de guanacos comenzaron hacia fines de la década de 1990 en distintas provincias patagónicas y han crecido rápidamente (Montes et al. 2006; Baldi et al. 2010; Carmanchahi et al. 2011). La manipulación de una especie silvestre para su uso productivo puede tener implicancias negativas a nivel individual, social o poblacional, en el corto, mediano o largo plazo que requieren ser evaluados. Por ello, el desarrollo de una actividad que procura ser sustentable requiere de la evaluación de sus impactos teniendo en cuenta múltiples aspectos y escalas.

Durante los últimos años, se avanzó en el estudio de los posibles efectos fisiológicos, ecológicos y comportamentales de las actividades de manejo de guanacos. Gran parte de estos aportes fueron efectuados por nuestro grupo de trabajo (Carmanchahi et al. 2011, 2014, Taraborelli et al. 2011, 2017; Panebianco et al. 2017) y permitieron realizar recomendaciones que se incorporaron al Protocolo de Buenas Prácticas de Manejo de Guanacos Silvestres, en el marco del manejo adaptativo de la especie (Carmanchahi & Marull 2012). En particular, el modelo de manejo de esquila que se lleva a cabo en La Reserva Provincial La Payunia contrasta con la mayoría de las experiencias de uso de guanacos de Patagonia que son llevadas a cabo por medianos y grandes productores ovinos en terrenos privados para beneficio casi exclusivo del dueño del emprendimiento (Von Thungen & Lanari 2010), ya que es la primera experiencia de manejo de guanacos silvestres llevada a cabo por una Cooperativa de pequeños productores ganaderos de bajos recursos (Cooperativa Payun Matru; Lichtenstein & Carmanchahi 2014).

Dada la distribución actual del guanaco, su utilización tiene la potencialidad de generar un impacto económico a nivel regional en los ecosistemas áridos de Argentina y ofrece un modelo único, junto a la vicuña, de uso sustentable que permite esquilar animales en vivo para obtener su valiosa fibra, uniendo de esta manera la conservación de especies silvestres con la generación de beneficios económicos para los pobladores locales (Lichtenstein & Carmanchahi 2014).

1.6 Organización social del guanaco

La organización social de una especie se refiere a cómo los individuos de una población se organizan temporal y espacialmente, unos respecto a otros (Wilson 1975; Franklin & Lieb 1979). El sistema social no es una característica estática, sino que puede verse modificada por distintos factores, como la estacionalidad, la densidad poblacional, el hábitat y el alimento, entre otros (Fisler 1969), y ha evolucionado como resultado de la selección natural. La organización social describe el resultado de distintas presiones de selección como la competencia, la interferencia y la agresión (Wynne-Edwards 1965).

Los guanacos viven en grupos durante todo el año, pero en poblaciones migratorias, éstos se encuentran claramente definidos durante la estación reproductiva (Franklin 1983; Ortega & Franklin 1995). Se pueden diferenciar las siguientes unidades sociales en la gran mayoría de los núcleos poblacionales de la especie (figura 1.4):

- Machos solitarios: individuos adultos reproductivamente maduros, sin un territorio definido, o bien estrictamente territoriales ejerciendo defensa activa del territorio. No se asocian a otros individuos, ya sean machos o hembras.
- Grupos familiares: constituidos por un macho adulto, su harén de hembras (hasta 15), crías del año y juveniles de hasta quince meses de edad. Estos grupos son de mayor tamaño en verano, y más pequeños en invierno. Las hembras adultas ingresan o egresan del grupo con flexibilidad y sin interferencia por parte del macho. En las poblaciones sedentarias, estas agrupaciones son marcadamente territoriales, respondiendo al territorio del macho.
- Grupos de machos *solteros*: se trata de agrupaciones de machos inmaduros no reproductivos y no territoriales. En poblaciones sedentarias, se encuentran geográfica y socialmente separados de los grupos familiares, teniendo áreas definidas para cada agrupación a lo largo de todo el año. En las poblaciones sedentarias, la segregación ocurre durante los meses de primavera, verano y otoño. El tamaño de grupo es variable, pudiendo ser algunos pocos machos, hasta agrupaciones de más 50 individuos.
- Grupos mixtos: son grupos de machos y hembras de todas las edades, presentes principalmente en las poblaciones migratorias. Estas agrupaciones se encuentran en mayor proporción durante el otoño y el invierno. El tamaño de grupo es variable y puede rondar entre 15 y hasta cientos de animales.
- Grupos de hembras: consisten en agrupaciones de hembras con o sin sus crías del año.

La estructura social de estos camélidos es altamente flexible y puede variar entre poblaciones según las condiciones ambientales y la calidad del territorio que habitan (Franklin 1983; Puig & Videla 1995). Hasta el momento, se desconoce la influencia de las actividades humanas (extractivas: petróleo, minería; recreativas: turismo, cacería; agropecuarias: ganadería, presencia de alambrados, etc.) sobre la sociabilidad de los guanacos y de camélidos silvestres en general. Como se mencionó anteriormente, las poblaciones de guanacos pueden ser sedentarias (Raedeke 1979; Franklin 1983), o migratorias (Franklin 1983; Bolgeri 2016), en función de las condiciones ambientales y climáticas. En algunas poblaciones se han descrito grupos familiares sin machos y grupos mixtos (Franklin, 1982). En el Parque Nacional Torres del Paine (Young & Franklin 2004a) y la Reserva Provincial La Payunia (Ovejero, com. pers.) se observaron grupos de hembras con sus crías trasladándose entre los territorios de los machos durante la época reproductiva.



Figura 1.4: Unidades sociales del guanaco. a) Machos solitarios; b) Grupo familiar; c) Machos solteros; d) Grupos mixtos.

1.7 Sistemas de apareamiento

El sistema de apareamiento de una especie se refiere a la forma en la que se agrupan los individuos en relación con el apareamiento (Emlen & Oring 1977; Klug 2011; Alcock 2013; tabla 1). Puede ser definido por el número de parejas que cada sexo puede tener y por las formas en que los individuos obtienen parejas, y las características de la dinámica de apareamiento y el vínculo de pareja entre individuos (Emlen & Oring 1977). En la Tabla 1 se describe la clasificación ecológica de los sistemas de apareamiento propuesto por Emlen & Oring (1977), basada en la habilidad de monopolizar una pareja y en los medios por los cuales se produce dicha monopolización. Existe una gran variedad dentro y entre especies animales en los sistemas de apareamientos y el estudio de esta variación ha sido motivo de grandes investigaciones en ecología y evolución (Emlen & Oring 1977; Klug 2011).

Tabla 1.1: Clasificación ecológica de los sistemas de apareamiento, propuesta por Emlen & Oring (1977).

Sistema de apareamiento	Definición
Monogamia	Ninguno de los dos sexos tiene la oportunidad de monopolizar a otros miembros del sexo opositor.
Poliginia	Individuos machos controlan u obtienen acceso a múltiples hembras.
-Poliginia de defensa de recursos	Los machos controlan el acceso a las hembras indirectamente, monopolizando recursos de interés para ellas.
-Poliginia en defensa de hembras	Los machos controlan el acceso a las hembras directamente.
-Poliginia de dominancia de machos	Las hembras o los recursos no son monopolizables. Los machos se agregan durante la estación reproductiva y las hembras seleccionan a sus parejas en estas agregaciones.
<i>Ensamblajes de reproducción intensos (Explosive breeding assemblages)</i>	Ambos sexos convergen durante un período de apareamiento de corta duración y altamente sincronizado. La proporción operativa de sexos es cercana a la unidad y la selección sexual es mínima.
<i>Lek</i>	Las hembras están menos sincronizadas y los machos permanecen sexualmente activos durante el período de reproducción de las hembras. Los machos compiten directamente por un estatus o posición dominante dentro de las agrupaciones y en un área específica que no tiene valor como recurso. La varianza en el éxito reproductivo y la inclinación en la proporción operativa de sexos llegan a extremos.
Poliandria	Las hembras individuales frecuentemente controlan u obtienen acceso a múltiples machos.

El sistema de apareamiento descrito para el guanaco, hasta el momento en la literatura, es poligínico por defensa de recursos (Emlen & Oring 1977), en el cual los machos adultos defienden territorios de alta calidad forrajera y baja densidad de depredadores (Franklin 1983; Puig & Videla 1995; Young & Franklin 2004a). En el capítulo III de esta tesis, se profundizará acerca de esta temática. En particular se abordarán las posibles fuentes de variación de los sistemas de apareamiento y la plasticidad que existe en las estrategias reproductivas adoptadas por distintas poblaciones y especies.

1.7.1 Aspectos reproductivos

La reproducción en camélidos sudamericanos, al igual que otros ungulados, conjuga mecanismos fisiológicos susceptibles de variación debido a factores medio ambientales, sin embargo, se conoce que tanto los camélidos silvestres (Fowler 2010) como los domésticos presentan ovulación inducida por la cópula (Bravo et al. 1990). El periodo de gestación del guanaco es de 345 a 360 días (Franklin 1983) y la época de parición varía según la latitud. Garay et al. (1995) registraron que el 50% de los nacimientos en la Patagonia chilena se concentran durante las primeras semanas de diciembre y de mediados de diciembre hasta fines de febrero en Tierra del Fuego (Raedeke 1979). En el Norte de la Patagonia Argentina, las

pariciones de guanacos comienzan desde mediados de noviembre y se pueden extender hasta finales de Enero, con el pico de nacimientos durante el mes de Diciembre (Ruiz Blanco, com. pers). En el caso de las poblaciones de la Reserva Provincial La Payunia, la cópula ocurre entre 15 y 20 días después de las pariciones (Panebianco, datos no publ.). La marcada estacionalidad y sincronización del ciclo reproductivo (nacimientos, copula y lactancia) con los ciclos estacionales en Camélidos Sudamericanos, se encuentra relacionada principalmente con 2 factores: a) calidad y cantidad del forraje disponible y b) condiciones de temperatura y humedad favorables (Wheeler 1991).

1.8 Comportamiento y Estrategias de Forrajeo

Los guanacos son caracterizados como herbívoros de selectividad intermedia que se alimentan principalmente del estrato herbáceo a lo largo del año (Puig et al. 1997) y en segundo lugar, del estrato arbustivo. Sin embargo, presentan una alta diversidad en la dieta que incluye árboles, arbustos, gramíneas, hierbas, líquenes, epifitas y cactáceas, (Raedeke 1979; Bahamonde et al. 1986; Raedeke & Simonetti 1988; Puig 1995; Puig et al. 1996, 1997, 2001; Baldi et al. 2004). Esta flexibilidad que presentan los guanacos para alternar el comportamiento de forrajeo entre pastoreadores-ramoneadores generalistas a especialistas (Jarman 1974), sumado a las adaptaciones fisiológicas en la digestión de los alimentos, tales como un tránsito lento, una eficiencia en la digestión de plantas con calidad de nutrientes baja, que comparten con otros camélidos sudamericanos (San Martin & Bryant 1987), y alta eficiencia en el uso del agua de acuerdo a la disponibilidad, fue lo que permitió al guanaco ser el herbívoro dominante de los montes achaparrados y estepas de Sudamérica.

1.9 Objetivo general, justificación y originalidad de la tesis

El guanaco presenta características interesantes para evaluar la sociabilidad. Esta especie presenta una amplia flexibilidad adaptativa y éxito de colonización, debido a sus adaptaciones anatómicas, etológicas y ecofisiológicas (González et al. 2006). Esta plasticidad le permite adaptarse a distintos escenarios ecológicos y sociales. Además, es importante destacar el rol que cumplen los procesos endócrinos en la modulación de estos atributos comportamentales, mediante los ejes hipotalámico-hipofisiario-adrenal (HHA) y gonadal (HHG). Las características descriptas a lo largo de esta tesis (territorialidad y poliginia, entre otras) sugieren roles importantes de estas hormonas esteroideas, secretadas por estos ejes, en la regulación estacional de comportamientos agresivos y movilización de reservas de energía durante desafíos sociales.

De acuerdo a lo expuesto anteriormente, el objetivo general de esta tesis **es analizar los factores comportamentales, fisiológicos, ambientales y antrópicos que determinan la sociabilidad durante la época reproductiva, en poblaciones migratorias de guanacos silvestres que habitan la Reserva Provincial La Payunia.** En este trabajo, se plantean objetivos particulares, hipótesis y predicciones originales, acerca de aspectos aún no descriptos, o bien poco conocidos para la especie. Estos aportes contribuyen a completar el escenario del

conocimiento que se tiene de esta especie en particular, complementando los trabajos previos. Asimismo, se dejan planteadas nuevas preguntas y líneas de investigación en las que aun será necesario seguir trabajando. Los aportes de esta tesis también se complementan en diversos aspectos, con otros estudios realizados en La Reserva Provincial La Payunia acerca de la distribución y abundancia de la especie (Schroeder 2013), el perfil hormonal de la especie y los factores que lo modulan (Ovejero et al. 2013) y relación entre mediadores fisiológicos y la calidad de la dieta (Gregorio 2018).

En primer lugar, este trabajo utiliza herramientas y análisis actualizados para estudiar la distribución espacial de los individuos en función de factores ambientales y biológicos. Estas metodologías, llamadas Modelos de Densidad de Superficie, combinan el uso de herramientas de Sistemas de Información Geográfica, datos de campo y técnicas estadísticas que permiten modelar la variación espacial de la densidad utilizando la metodología tradicional de transectas de línea, pero combinando los fundamentos *distance sampling* basados en la probabilidad de detección con modelos aditivos generalizados.

Además, esta tesis no sólo estudia los factores ecológicos y etológicos que modulan la sociabilidad, sino que también combina disciplinas como el comportamiento animal y la endocrinología. Si se pretende realizar un mayor progreso en la comprensión integral de la conducta social, se requiere considerar a las hormonas y sus acciones, ya que ningún comportamiento se entiende completamente sin el conocimiento de sus mecanismos fisiológicos subyacentes. Algunas conductas sociales con causas o consecuencias hormonales están estrechamente relacionadas con el acondicionamiento físico (Adkins-Regan 2005).

Esta tesis también profundiza y resalta el uso de metodologías no invasivas para la estimación de las concentraciones de metabolitos de distintas hormonas esteroideas en muestras de heces frescas. Estas técnicas han cobrado mucha relevancia durante los últimos años y permitieron estudiar con mayor profundidad especies de mayor tamaño o en peligro de extinción, debido a que no es necesario capturar al animal ni se corre el riesgo de generar un sesgo en las determinaciones, proveniente de la manipulación.

Por último, los aportes del presente trabajo, amplían el conocimiento biológico de base de las poblaciones naturales de guanacos y refuerzan el rol de la especie a los ambientes donde habitan. Estos aspectos son fundamentales a la hora de progresar en las iniciativas, futuras y en curso, referidas al manejo sustentable de la especie. En particular, se aportan nuevos datos biológicos intrínsecos a la especie y atributos en su relación con aspectos ambientales y antrópicos que pueden resultar de una utilidad grande a la hora de diseñar, proyectar y ejecutar proyectos de esquila en silvestría de guanacos, de zonificación en áreas protegidas o planificación de turismo ecológico.

1.9.1 Estructura de la tesis

En el presente trabajo, se plantean cinco capítulos, cada uno de los cuales tiene como núcleo conceptual una temática en particular:

-El capítulo I es una introducción general de la especie, al área de estudio y describe el diseño de muestreo general llevado a cabo.

-El capítulo II analiza la distribución de la población y de los machos de guanaco en función de atributos ecológicos y biológicos, mediante la aplicación de Modelos de Densidad de Superficie. Se discute la ventaja del uso de estos métodos y los resultados obtenidos.

-El capítulo III analiza el comportamiento social de machos de guanacos silvestres a lo largo de la época reproductiva. En este capítulo se hace especial énfasis en la modulación del comportamiento agonístico, en función de atributos ecológicos y sociales. Además, se discute la dinámica de los sistemas de apareamiento y se generan nuevas hipótesis acerca de las estrategias reproductivas alternativas en guanacos.

-El capítulo IV describe los mecanismos fisiológicos (mediados por los ejes HHA y HHG) que modulan el comportamiento agonístico en machos de guanacos silvestres. Los resultados se discuten en relación a la gran demanda energética que ocurre durante la época reproductiva y en función de los atributos sociales de la especie.

-El capítulo V se presenta a modo de integración de los principales aportes realizados en esta tesis.

1.10 Área de estudio

El presente estudio se llevó a cabo en la Reserva Provincial La Payunia (figura 1.5), ubicada entre los 36° 00' a los 36° 36' de latitud Sur y desde los 68° 34' a los 69° 23' de longitud, en el Departamento Malargüe, sur de la provincia de Mendoza, Argentina (Candia et al. 1993). Desde su creación en 1982 y hasta el 2010, contaba sólo con un Decreto de creación (N°3917) y abarcaba aproximadamente 4500 km² de los cuales sólo unos 1930 km² correspondían a terrenos fiscales. En noviembre de 2010, fue declarada Reserva Provincial (ley n° 8224/10), sumando un total de 6.641 km² (4712 km² de los cuales continúan siendo propiedad privada) y dividiéndose en dos porciones: "Área Monumento Natural" (1764 km²) y "Reserva Natural Manejada/Santuario de Flora y Fauna" (4876 km²; SAIJ 2010).

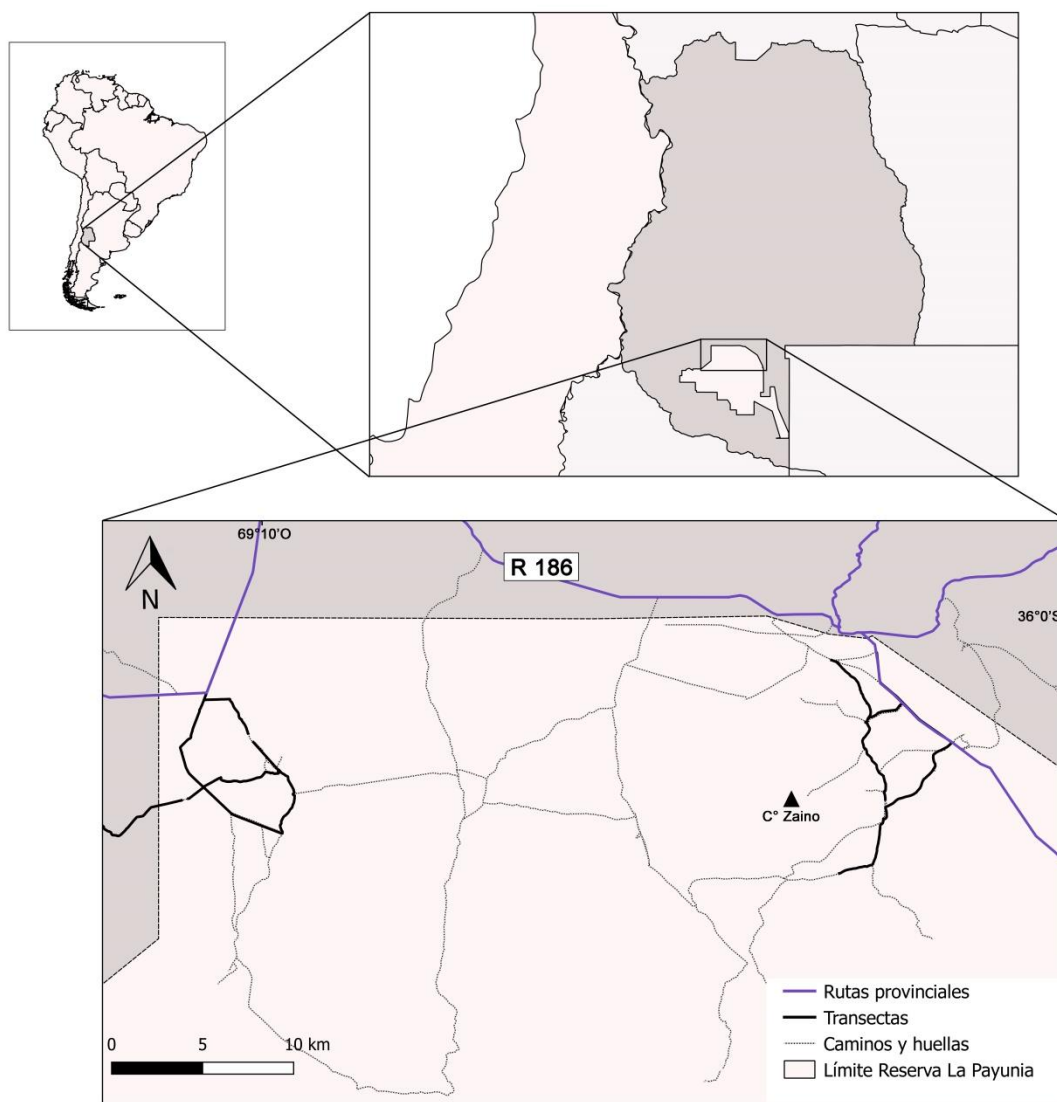


Figura 1.5: Ubicación del área de estudio en la provincia de Mendoza. Comprende la zona norte y alrededores de la Reserva La Payunia. En la figura inferior se detallan las transectas de relevamiento poblacional (trazos negros) diseñadas para el muestreo, según lo detallado en el capítulo II, sección 2.3.1

La topografía presenta signos de un pasado con fuerte actividad volcánica que provocó el derrame basáltico más espectacular de la Argentina (Martínez Carretero 2004) durante el Plio-Pleistoceno y Holoceno temprano. Las extensas coladas de lava, que van interrumpiendo las planicies que se desarrollan a unos 1300 a 2000 msnm, fueron sucesivamente cubiertas por arenas eólicas y colonizadas por vegetación. Los conos volcánicos inactivos forman colinas con algunos picos que superan los 3500 msnm destacándose el volcán Payún Matrú (3650 msnm) y Payún Liso (3680 msnm). Particularmente, en el sector NE/SE de la reserva las coladas forman extensas áreas mesetiformes erosionadas y cubiertas en parte por arenas dando lugar a un paisaje con suaves ondulaciones mientras que en el sector NO el relieve es menor (Candia et al. 1993).

La vegetación es xerófila, con 58% de cobertura y pertenece a la provincia fitogeográfica de La Payunia (Martínez Carretero, 2004). En términos generales, dominan dos fisonomías vegetales. Al Noreste de la reserva, se encuentran los pastizales en suelos arenosos más profundos dominados por *Panicum urvilleanum*, acompañado por *Stipa speciosa*, *Sporobolus rigens* y *Poa sp.* Al Noroeste, se encuentran los matorrales, tanto en las escorias cubiertas o parcialmente cubiertas por arenas, donde predominan *Neosparton aphyllum* acompañado por *Stillingia patagónica*, *Maihueniopsis glomerata*, *Fabiana patagónica*, *Grindelia chilensis*, *Ephedra ochreatea*, *Hyalis argétea*. En las laderas y piedemontes locales de volcanes y cerros, predominan *Neosparton aphyllum* y lo acompañan *Larrea divaricata*, *Chuquiraga erinacea* var. *hystrix* y *Anarthrophyllum rigidum* (figura 1.6; Candia et al. 1993; Martínez Carretero 2004).

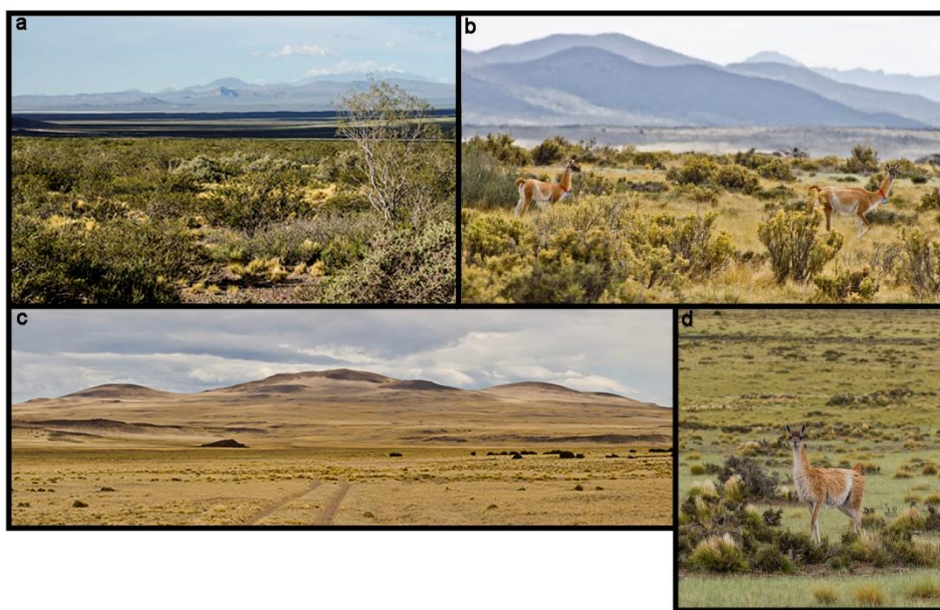


Figura 1.6: Diferentes fisonomías vegetales encontradas en La Payunia a) matorrales bajos de *Neosparton aphyllum*; b) Guanacos en los arbustales dominados por *Neosparton aphyllum* y *Chuquiraga erinacea* var. *hystrix*; c) pastizales dominados por *Panicum urvilleanum* acompañado por *Stipa sp.*; d) guanaco en ambientes mixtos de pastizales bajos y arbustos de *Neosparton aphyllum*.

El clima es desértico continental con una precipitación media anual de 255 mm, con una marcada variabilidad interanual, y temperatura media del mes más cálido de 20°C y de 6°C en el mes más frío (Candia et al. 1993). La influencia desde el suroeste del anticiclón del Pacífico que penetra en Argentina en invierno y la distancia al Atlántico, explican la aridez del sur de Mendoza y norte de Neuquén. Durante el invierno, masas de aire provenientes del Pacífico penetran en esta región de los Andes por diversos pasos, produciendo precipitaciones nubes y pluviales durante los meses de mayo a agosto. Las precipitaciones orográficas puras y las de frente con efecto orográfico explican las lluvias de verano y el incremento de las lluvias invernales en el oeste.

Los “Barreales o ramblones”, que son la culminación de pequeñas cuencas de agua que se llenan con lluvias o nieve (Candia et al. 1993), son las únicas fuente de agua y están distribuidos en sectores aislados de la Reserva. Al NO, fuera de los límites del área protegida, se encuentran las sierras de Palauco que por su mayor altura (hasta 3000 msnm aproximadamente) mantienen nieve en el invierno, que luego se derrite en época estival

formando pequeños cursos de agua temporal. Esta escasa disponibilidad de agua ha restringido los asentamientos humanos, limitándolos a las cercanías de manantiales naturales o donde las perforaciones han encontrado agua a poca profundidad. Además, la construcción de aguadas para la acumulación de agua de lluvia o el transporte en camiones permite la llegada del ganado a sectores claves para la fauna nativa (Candia et al. 1993).

A pesar de los escasos datos arqueológicos de la zona de la Reserva, La Payunia y sus alrededores tiene una historia de 7000 años de ocupación humana (Candia et al. 1993). Los antiguos pobladores de Sur de Mendoza fueron cazadores trashumantes de origen Puelche (7000 a 4000 antes del presente). La explotación del guanaco y recolección de algunos frutos como algarrobo y molle fueron los recursos fundamentales para la subsistencia. Luego, durante los últimos 400 años, la introducción temprana del ganado europeo (caballo y vacas fundamentalmente), los contactos interétnicos y procesos de mestización generaron fuertes impactos culturales, sociales y económicos. A estos antiguos pobladores, el conocimiento de su medio ambiente les permitió transformar su economía cazadora - recolectora en una más compleja que incluía desplazamientos estacionales, territorialidad e intercambios mayores, teniendo como recursos el forrajeo y el pastoralismo. Esta forma de comercio creció por ser un mercado relativamente rentable dado el libre comercio, fortaleciendo el avance ganadero con organización espacial trashumante (González Coll 2008). Los asentamientos se extendieron en áreas de tierras libres pero hacia fines del siglo XIX, luego de la campaña del Desierto y la reestructuración de las propiedades de la tierra, la población original remanente quedó asentada en tierras marginales, adoptando una modalidad productiva como la crianza de ganado menor (ovino y caprino). La costumbre de trashumancia se mantuvo en los pobladores rurales, “los crianceros”, aquellos productores campesinos cuya economía se basa en el trabajo familiar y que se dedican fundamentalmente a la cría ovina y caprina. A fines de primavera, cuando la Cordillera de los Andes queda despojada de la nieve invernal, comienza la migración de las familias y sus rodeos constituidos por “majadas” de ovinos y “piños” de caprinos, con algunos caballos y bovinos hacia la “veranada”, caracterizada por valles altos de la Cordillera que brindan pasto y aguadas al ganado durante el estío. Al iniciarse el otoño, se da el regreso a la “invernada” (zonas bajas y áridas), donde la escasez de agua y de pasturas se hace crítica a fines de la primavera. Bajo esta modalidad, se puede aprovechar las buenas pasturas de valles y vegas de altura para el engorde de los rebaños y para permitir el descanso de los campos de invierno del pisoteo y forrajeo (Agüero Blanch 1971). Hoy en día, cada vez menos crianceros mantienen esta costumbre y la práctica de manejo más común en la región es la de pastoreo continuo a campo abierto, extensivo, desarrollando una crianza más sedentaria, que acentúa los problemas de desertificación.

Hasta el año 2010, existían 12 puestos dentro de los límites de la Reserva La Payunia, cuatro en campos privados y ocho en tierras fiscales. Con la ley de ampliación de la reserva aprobada en 2010, 32 puestos más quedaron incluidos en sus límites. El ganado no tiene una distribución homogénea en el Área Protegida, encontrándose con mayor frecuencia en la periferia y en la cercanía de los puestos (Schroeder 2013; Bolgeri 2016). Actualmente, entre los mayores problemas que enfrentan estos crianceros se encuentra la desertificación y la depredación del ganado por puma (*Puma concolor*; M. Palma, DRNR, com.pers.).

La creación del área protegida La Payunia favoreció la recuperación de la población de guanacos, que había sufrido una gran declinación en décadas anteriores debido a la cacería furtiva incontrolada (Candia et al. 1993). Por su gran extensión y forma de manejo, la Reserva tiene una de las poblaciones de guanacos con menor disturbio, con más de 25.000 individuos en primavera (Schroeder 2013). Esto la convierte en la población protegida más grande en todo su rango (Schroeder 2013; Schroeder et al. 2013). Los registros de presencia de puma en el área eran escasos, pero en los últimos 25 años aproximadamente, según los pobladores rurales de la zona, el aumento de su presencia ha sido notorio. Las denuncias y quejas de los pobladores por el daño producido al ganado aumentaron, así como la percepción negativa hacia el felino y la caza de individuos en represalia (Aros & Quiroga 2012).

Para el presente estudio, se seleccionó un área de aproximadamente 1.200 km² correspondiente a la zona norte de la Reserva y alrededores (figura 1.5), donde existe un gradiente de intensidad de uso y donde además se encuentra la mayor cantidad de caminos y huellas. Los muestreos se realizaron en dos áreas ubicadas al Noreste (NE) y Noroeste (NO) de la reserva. Al NE, se practica una actividad ganadera de tipo extensiva, con rodeo nocturno de las majadas, y además es un área de concentración de guanacos durante la época reproductiva (Schroeder, 2013,). Al NO, la carga ganadera es muy baja, y durante los meses de Septiembre y Octubre, se realizan capturas y esquilas en vivo de guanacos silvestres para el aprovechamiento de la fibra, tal como se describió en la sección 1.5.

1.11 Diseño de muestreo general

Para llevar a cabo este trabajo, se realizaron tres muestreos durante la época reproductiva (Franklin 1983) de los animales, teniendo en cuenta tres periodos: 1) formación de grupos (Septiembre-Octubre): los animales que migraron comienzan a llegar al área en la que pasarán la primavera y el verano, los machos se separan de los grupos mixtos y establecen sus territorios (Wilson 1982; Fritz 1985; Ortega 1985); 2) parición-apareamiento (Diciembre-Enero): se considera el pico de la época reproductiva, los grupos sociales se encuentran bien establecidos y ocurren las pariciones y apareamientos, bastante solapados en el tiempo (Jurgensen 1985; Young & Franklin 2004a); y 3) post-apareamiento (Febrero): se considera el fin de la época reproductiva, en la que los grupos comienzan a juntarse y prepararse para el momento de la migración (Young & Franklin 2004a; figura 1.7). Esta clasificación fue adaptada de Young & Franklin (2004a). En este trabajo, los autores dividieron a la estación reproductiva o territorial (entre octubre y marzo) en periodos de apareamiento (mediados de diciembre a mediados de enero) y no apareamiento (desde principios de octubre a mediados de diciembre, y desde mediados de diciembre a mediados de marzo). En esta tesis, el periodo de formación de grupos es equivalente al primer periodo de no apareamiento descrito por Young & Franklin (2004a).

Se realizaron campañas durante las temporadas 2014-2015 y 2016-2017. En total, los seis muestreos realizados correspondieron a 86 días de trabajo de campo y con un esfuerzo de muestreo de 1032 horas.



Figura 1.7: Esquema temporal de las épocas reproductiva y no reproductiva de guanacos silvestres. Para el presente trabajo, la época reproductiva se dividió en tres períodos: Formación de grupos, Parición-Apareamiento y Post-apareamiento.

En cada muestreo se relevaron tanto la zona NE como la NO de la reserva y se realizaron una serie de actividades que serán detalladas adecuadamente en cada uno de los capítulos de la presente tesis. Brevemente, se realizaron relevamientos poblacionales siguiendo la metodología de transecta de línea (Buckland et al. 1993), se estimaron distintos atributos ambientales, como el Índice de Vegetación Mejorado (EVI, por sus siglas en inglés) como indicador de productividad primaria (Reed et al. 1994), la fisonomía del paisaje y el riesgo de depredación (Bolgeri 2016). Además, se realizaron transectas para estimar la cobertura vegetal (Daget & Poissonet 1971) y se tomaron muestras de los ítems alimentarios del guanaco para estimar la calidad de la dieta (Puig et al. 1997). Para cumplir con los objetivos comportamentales y fisiológicos, se realizaron muestreos focales de comportamiento (Altman 1974; Martin & Bateson 2007) de machos adultos de distintos grupos sociales y cuando fue posible, también se tomaron muestras de heces de los animales focales. Finalmente, a partir de las muestras fecales, se estimaron las concentraciones de metabolitos de cortisol y testosterona siguiendo los protocolos de extracción y medición de Palme et al. (2013).

Capítulo 2: Patrones espaciales y estacionales de distribución del guanaco durante la época reproductiva



2.1 Introducción

Frecuentemente, la abundancia y la distribución de las poblaciones de especies animales varían tanto espacial como temporalmente según la calidad y disponibilidad de los componentes ambientales que resultan necesarios para su supervivencia. Estos últimos, denominados comúnmente “requerimientos de hábitat”, incluyen el alimento, el agua, el refugio y los sitios de reproducción o anidamiento, entre otros. Como cada especie explota una serie de recursos en particular, la comprensión de estos requerimientos de hábitat, idealmente a distintos niveles o escalas de análisis, resulta importante para la implementación de distintas actividades de conservación y manejo, como el diseño de áreas protegidas, el estudio de tendencias poblacionales, y eventuales medidas de control (Litvaitis et al., 1994).

Los patrones de distribución y abundancia pueden enmarcarse en distintas escalas y los procesos o factores que determinan la selección de hábitat dentro de cada una de ellas pueden ser muy variados (Johnson 1980). De esta manera, se ha visto que los animales seleccionan distintos tipos de recursos a distintos niveles (Kotliar & Wiens 1990; Danell et al. 1991; Bergin 1992; Ward & Saltz 1994).

En ungulados, existen un gran número de factores que pueden influenciar la selección de recursos. Entre ellos, podemos encontrar al riesgo de depredación (Mech 1977), la distribución del alimento (Fryxell et al. 2004), las condiciones climáticas (Dussault et al. 2004), las características topográficas (Boyce et al. 2003), el refugio (Laundré et al. 2001; Skovlin, J. M. 2002) y la competencia (Darmon et al. 2012). La estacionalidad y las restricciones energéticas también juegan un papel importante sobre la distribución y abundancia de los animales (Boyce 1979; Koenig 1984; Lindstedt & Boyce 1985; Alerstam & Hedenstrom 1998; Mcloughlin et al. 2000; Ferguson 2002; Humphries et al. 2002; Nilsen et al. 2005).

La disponibilidad de recursos dentro de diferentes tipos de hábitat puede influir en el tiempo que un animal permanece en cada uno de ellos (Brown 1988), y los mecanismos que influyen en la selección de recursos también pueden aplicarse a la selección de hábitat. Por ejemplo, debido a que un hábitat no siempre contiene una composición adecuada de recursos, el equilibrio entre los costos y los beneficios asociados con la búsqueda, la visita y la utilización de los tipos de hábitat disponibles regirán la elección del mismo (Rettie & Messier 2000). Además, la variación espacial en la disponibilidad relativa de diferentes tipos de hábitat puede llevar a una selección de hábitat diferente entre individuos similares (Boyce et al. 2003; Godvik et al. 2009; Hansen et al. 2009; Herfindal et al. 2009), denominada respuesta funcional en la selección de hábitat (Mysterud & Ims 1998). Los mecanismos que conducen a tales respuestas pueden estar relacionados con las compensaciones en la asignación de tiempo y energía a las diferentes actividades, particularmente cuando los recursos requeridos están segregados espacialmente (Mysterud & Ims 1998; Godvik et al. 2009). Por ejemplo, el uso de un tipo de hábitat abierto que proporciona un buen forraje puede aumentar sólo hasta un cierto umbral a pesar de la creciente disponibilidad, porque el animal prefiere descansar en tipos de hábitat que proporcionan refugio (Bjørneraas et al. 2012).

Para aproximarse a este conocimiento, los investigadores comúnmente realizan estudios de uso de hábitat y selección de recursos, a partir de distintas herramientas metodológicas (Manly et al. 2002). A partir de los resultados obtenidos, infieren cuáles serían los recursos y/o condiciones que dichas especies “seleccionan” o “prefieren” asumiendo que los integrantes de

las poblaciones de las mismas podrán, gracias a estos, tener mayores posibilidades de supervivencia y reproducción (Thomas & Taylor 1990).

2.1.1 Factores que regulan la distribución de especies animales

Como se mencionó anteriormente, existen distintos factores bióticos y abióticos que influyen la distribución y abundancia de las especies animales (Redfern et al. 2005; Smit 2011). Entre las poblaciones de herbívoros, se han definido al riesgo de depredación y la disponibilidad de alimento como dos de las fuerzas más importantes, que actúan regulando procesos *bottom-up* y *top-down* (Fryxell 1991; Sinclair 2003; Brown & Kotler. 2004).

Durante mucho tiempo, se ha evaluado la influencia de la disponibilidad del alimento a partir de la toma de muestras de especies vegetales para estimar la cantidad y la calidad del forraje (Borowik et al. 2013). Aunque esta metodología ha sido muy útil y ha permitido responder múltiples preguntas acerca de la distribución de animales y de ungulados en particular (Peles & Barrett 1996; Frank 1998; Hanley et al. 2007), resulta laboriosa e incompleta para lograr una comprensión completa de la distribución y dinámica de las poblaciones animales de amplio rango en relación con su hábitat (Pettorelli et al. 2005; Borowik et al. 2013). De esta manera, surgieron maneras indirectas para estimar la disponibilidad de forraje (Jonasson 1988; Paruelo et al. 2000; Somogyi et al. 2007), que condujeron a la utilización de índices obtenidos a partir de imágenes generadas por sensores remotos, tales como el Índice de Diferenciación Normalizada de Vegetación (NDVI por sus siglas en inglés; Tucker 1979) y el Índice de Vegetación Mejorado (EVI por sus siglas en inglés, Reed et al. 1994) que actualmente son utilizados comúnmente como indicadores de la productividad de la vegetación (Kerr & Ostrovski 2003; Pettorelli et al. 2005; Duffy & Pettorelli 2012; Naidoo et al. 2012). La información derivada de estas imágenes puede representar con precisión los atributos funcionales del ecosistema (Paruelo et al. 2000). Por ejemplo, el NDVI se correlaciona con la productividad primaria neta sobre el suelo (Goward et al. 1994; Hobbs 1995; Paruelo et al. 1997; Pettorelli et al. 2005) y puede utilizarse para describir su dinámica (Lloyd 1990; Paruelo et al. 2001).

Existen numerosos antecedentes que han analizado la influencia de la productividad primaria, a partir del uso de imágenes satelitales, sobre la selección de hábitat de distintas especies de aves (Hurlbert & Haskell 2003), monos (Zinner et al. 2002), carnívoros (Herfindal et al. 2005; Nilsen et al. 2005) y ungulados (Verlinden & Masogo 1997; Mueller et al. 2008; Wiegand et al. 2008; Hansen et al. 2009). Por ejemplo, en un estudio realizado con gacelas de Mongolia (*Procapra gutturosa Pallas*), se encontró que estos animales prefieren un rango intermedio de productividad de la vegetación, probablemente debido a una relación de costo-beneficio entre calidad y cantidad, donde las áreas con bajo NDVI están limitadas por bajas tasas de ingestión, y las áreas con alto NDVI están limitadas por la baja digestibilidad del forraje maduro (Mueller et al. 2008). En otro estudio donde compararon la selección de hábitat de dos poblaciones de renos (*Rangifer tarandus platyrhynchus*) que habitaban ambientes contrastantes en relación al nivel de pastoreo, encontraron que la población que habitaba en una zona de pobres recursos seleccionó un hábitat altamente productivo con una elevada cobertura vegetal, mientras que los renos de la zona más rica estaban más influenciados por otro tipo de condiciones abióticas (Hansen et al. 2009).

Como se mencionó al inicio de esta sección, otros factores, como el riesgo de depredación, pueden influir en la distribución de los animales, aunque en comparación con la disponibilidad de forraje, han sido menos estudiados (Creel et al. 2005; Kittle et al. 2008). Existen dos maneras de evaluar esta variable en estudios de selección de hábitat: 1) El riesgo de depredación directo es estimado a partir de la frecuencia de ocurrencia de un depredador en el paisaje (Fortin et al. 2005; Mao et al. 2005). 2) En cambio, el riesgo de depredación indirecto es estimado a partir de la evaluación de características del ambiente asociadas con un aumento en la probabilidad de presencia del depredador (Hebblewhite et al. 2005). Ambas formas de riesgo han sido utilizadas en estudios de selección de recursos (Kristan & Boarman 2003; Hebblewhite & Merrill 2007; Kittle et al. 2008).

Se han reportado diversas respuestas comportamentales de las especies presa frente al riesgo de depredación. Por ejemplo, algunas especies alteran el uso de hábitat en respuesta al riesgo de depredación, evitando zonas de alta calidad o cantidad del forraje para aumentar la seguridad (Abramsky et al. 1996; Heithaus & Dill 2002; Creel et al. 2005). Otras respuestas incluyen la redistribución espacial (Ripple & Beschta. 2006), una selección de estructuras específicas de hábitat (Creel et al. 2005; Wirsing et al. 2007), cambios temporales y espaciales en los patrones de actividad (Fenn & Macdonald. 1995), el aumento de la vigilancia y la reducción del tiempo de búsqueda de alimento (Abramsky et al. 2002), o cambios en el tamaño del grupo (Lima 1995).

Las interacciones intra e interespecíficas también cumplen un rol fundamental en el establecimiento y utilización de recursos (Conradt et al. 1999; Singh et al. 2010; du Toit 2011). Para el caso de las interacciones intraespecíficas, la segregación sexual, es decir, el uso diferencial del espacio por sexos (Bowyer 1984; Kie & Terry Bowyer 1999) ha sido reportado en un amplio rango de vertebrados (Bleich et al. 1997; Ruckstuhl & Neuhaus 2005; Ruckstuhl 2007). El proceso de segregación en ungulados poliginicos se origina a partir de las diferencias entre machos y hembras en el tamaño corporal y es común entre las especies sexualmente dimórficas (Main & Coblentz 1990; Bon & Campan 1996; Pérez-Barbería et al. 2002; Chaikina & Ruckstuhl 2006), aunque también se sabe que algunas especies monomórficas se segregan (por ejemplo, *Capreolus capreolus*: Mysterud 2000; *Myotis daubentonii*: Senior et al. 2005). En estas especies, los machos deben maximizar el tamaño corporal para tener acceso a las hembras, mientras que las hembras deben aumentar la supervivencia de sus crías sin comprometer su propia supervivencia, aumentando entonces, su éxito reproductivo (Main et al. 1996; Bleich et al. 1997). Además, la segregación sexual se puede clasificar en dos tipos: segregación ecológica (diferencias en la dieta y el uso del hábitat) y segregación social (Conradt 1998; Mysterud 2000; Conradt & Roper 2005; Ruckstuhl 2007). En un trabajo realizado por Mysterud (2000), en el que estudia si la segregación se produce con mayor frecuencia entre las especies más dimórficas, utilizando datos sobre la dieta específica del sexo, el uso del hábitat y el tamaño corporal de 40 especies de grandes herbívoros, destaca que no se encontró información sobre la dieta específica del sexo y el uso de hábitat de especies monomórficas en muchos casos. Esto puede reflejar que posiblemente, no siempre se busca investigar acerca de la segregación en especies con bajos niveles de dimorfismo.

Las interacciones interespecíficas también han sido motor de múltiples investigaciones en ecología. Dentro de estas relaciones, resulta importante diferenciar los estudios en

comunidades multi-especies de ungulados silvestres (Bell 1971; Sinclair & Northon-Griffiths 1982; Sinclair 1985; Murray & Illius. 2000; Bhola et al. 2012) y aquellos que analizan las interacciones entre herbívoros domésticos y especies silvestres (Loft et al. 1991; Fritz et al. 1996; Baldi et al. 2001, 2004; Stewart et al. 2002; Augustine 2004; Chaikina & Ruckstuhl 2006; Borgnia et al. 2008; Hibert et al. 2010; Schroeder et al. 2013; Arzamendia & Vilá 2015), ya que la evolución de estos sistemas ha sido diferente. Investigadores de diversas disciplinas han sugerido, implícita o explícitamente, que la relación entre ganado doméstico y herbívoros silvestres puede ser de competencia (Voeten & Prins. 1999; Madhusudan 2004; Low et al. 2009; Ogutu et al. 2010; Bhola et al. 2012), que puede haber facilitación (Anderson & Sherzinger. 1975; Gordon 1988; Hobbs et al. 1996), que no hay evidencias de ninguno de los dos mecanismos (Homewood et al. 2001; J. et al. 2009) o que ocurren ambos (Young et al. 2005; Odadi et al. 2011). Muchos de estos trabajos han evidenciado competencia a partir de análisis de superposición de dieta (Puig et al. 2001; Baldi et al. 2004; Odadi et al. 2007; Bertolino et al. 2009; Vila et al. 2009). Por ejemplo, en ecosistemas desérticos los hábitos alimenticios de herbívoros nativos y domésticos, así como la superposición de dieta entre ambos, han sido ampliamente documentados. Estos estudios han encontrado, por ejemplo, una marcada similitud en la dieta de cabras y ovejas con gacelas (*Procapra gutturosa*) en el Este y Sudeste de Mongolia (Yoshihara et al. 2008), de ovejas y guanacos en la Patagonia argentina (Puig et al. 2001; Baldi et al. 2004), y muy bajo solapamiento en las dietas de vacas y ciervo mulo (*Odocoileus hemionus*) en el Oeste de Estados Unidos (Beck & Peek. 2005).

Otros estudios se han centrado en analizar la competencia entre las especies a partir de las potenciales diferencias en el uso del espacio (Loft et al. 1991; Stewart et al. 2002; Torstenson et al. 2006; Hibert et al. 2010). Por ejemplo, Stewart y colaboradores (2002) estudiaron la frecuencia de co-ocurrencia de ganado, y dos especies de cérvidos (*Cervus elaphus nelsoni* y *Odocoileus hemionus hemionus*) en el paisaje y reportaron que ambos herbívoros nativos evitaron áreas usadas por ganado. Otros estudios demostraron que la distribución espacial entre ganado y especies silvestres depende en gran parte de su forma de alimentación. Por ejemplo, estudios en la savana Africana demostraron que la distribución de especies ramoneadoras y de hábitos de alimentación mixtos no pareció ser afectada por la presencia de ganado, mientras que las especies pastoreadoras mostraron una separación espacial con el ganado (Hibert et al. 2010). Finalmente, estudios en vicuñas, otra especie de camélido sudamericano, observaron que en sitios donde se detectaron altas densidades de ovejas y vacas, la especie nativa tendió a la segregación y se alimentó en hábitats menos preferidos y subóptimos (Borgnia et al. 2008; Arzamendia & Vilá 2015). Por otro lado, Arzamendia & Vilá (2015) además reportó que en presencia de bajas a medianas densidades de llamas, las vicuñas utilizaron los ambientes preferidos (Arzamendia & Vilá 2015)

2.1.2 Factores que influyen en la distribución de guanacos

En Argentina, existen diversos antecedentes acerca de los factores que influyen en la distribución y selección de recursos del guanaco (Travaini et al. 2007; Pedrana et al. 2010; Schroeder 2013). La mayoría de estos trabajos han sido llevados a cabo en la región Patagónica. En cuanto a la influencia de variables ambientales se han encontrado resultados diversos. Algunos estudios reportaron un aumento de la abundancia de guanacos en áreas de baja productividad (Pedrana et al. 2010), probablemente debido a la competencia con otras especies domésticas como las ovejas. Otros estudios realizados en La Payunia observaron que

los guanacos fueron más abundantes en áreas de mayor productividad media (Schroeder et al. 2018), y mayor heterogeneidad de la vegetación en primavera-verano (Schroeder 2013).

En cuanto al riesgo de depredación como factor determinante de la distribución de este camélido, la mayoría de la literatura coincide que el guanaco se asocia preferentemente a ambientes abiertos y llanos donde le resulta más fácil detectar y escapar de depredadores al acecho, como el puma (Marino & Baldi 2008; Puig et al. 2008; Taraborelli et al. 2012), aunque también se han obtenido resultados que muestran un patrón contrario (Pedrana et al. 2010). Estos autores interpretan que la asociación de *L. guanicoe* con terrenos accidentados y pendientes pronunciadas, además de poco productivos, puede no reflejar verdaderas preferencias de hábitat sino una respuesta indirecta a su interacción negativa con el ganado ovino (Baldi et al. 2001; Pedrana et al. 2010).

Con respecto a las interacciones intraespecíficas, no se han encontrado antecedentes de influencia de los factores sociales sobre la distribución y selección de recursos en guanacos. Esta falta de trabajos coincide con lo mencionado en la sección anterior, ya que esta especie no posee dimorfismo sexual, y por lo tanto, es esperable que los trabajos realizados no hayan diferenciado el uso del hábitat en función de los sexos.

Por último, con respecto a las interacciones entre el guanaco y el ganado doméstico, múltiples trabajos establecen que existe potencial de competencia entre la especie nativa y el ganado doméstico, principalmente con el ganado ovino (Puig et al. 2001; Baldi et al. 2004). Se ha observado que, mientras la presión antrópica es baja, *L. guanicoe* se asocia a áreas con alta disponibilidad de especies forrajeras preferidas (Puig et al. 1997, 2008; Bank et al. 2003) pero es desplazado a sitios de baja productividad (subóptimos) cuando el ganado ovino está presente en altas densidades, monopolizando los sitios más productivos (Baldi et al. 2001; Pedrana et al. 2010). Además, la mayoría de los estudios que han investigado los patrones de selección de recursos de guanaco teniendo en cuenta su interacción con el ganado doméstico se ha enfocado a la región patagónica, donde la ganadería es casi exclusivamente ovina y en altas densidades, donde además existen alambrados dividiendo campos y estancias que restringen los movimientos estacionales del guanaco (Rey et al. 2012). Actualmente, existen pocos estudios que hayan evaluado los patrones de selección de recursos del guanaco y de otros ungulados domésticos, como cabras, bovinos y equinos viviendo en simpatria y en sitios donde no existen restricciones físicas (alambrados) a los movimientos estacionales (Schroeder 2013). En La Payunia, Schroeder (2013) reportó que el guanaco se asocia negativamente con cabras y ovejas, pero no ocurre a la inversa, lo cual sugiere que la segregación espacial entre estos herbívoros es consecuencia de que *L. guanicoe* evita los sitios que cabras y ovejas utilizan.

2.1.3 Modelos de densidad de superficie: una herramienta espacial para estudiar la distribución de las especies

Como se mencionó anteriormente, describir la distribución y abundancia de las especies es un requisito para explorar relaciones entre organismos y su ambiente (McCloughlin et al. 2010). Sin embargo, el monitoreo a gran escala de la distribución de las especies ha enfrentado una serie de dificultades metodológicas relacionadas con el diseño, la recolección de datos, el tratamiento y el análisis de los datos, como la detección imperfecta de las especies, la baja

precisión espacial de los registros y la falta de consideración de todas las fuentes de variación que afectan a las observaciones animales (Link et al. 1994; Ottaviani et al. 2004; Royle et al. 2005). Además, la recopilación de datos de campo en grandes áreas es costosa, consume mucho tiempo y es propensa a errores (Waddle et al. 2003). Actualmente, los desarrollos teóricos de la ecología espacial junto con la mejora de las metodologías estadísticas y del software computacional, así como la creciente disponibilidad de información ambiental referenciada espacialmente, han permitido destacar la importancia del contexto espacial para el análisis de las poblaciones, especialmente en estudios a gran escala (Rushton et al. 2004). En este sentido, el modelado espacialmente explícito se ha utilizado ampliamente para evaluar las relaciones entre especies y hábitats (Flockhart et al. 2017; Osland et al. 2017; Spiegel et al. 2017). Estas herramientas se han aplicado principalmente para predecir la distribución de las especies y saber cómo se ven afectadas por los factores ambientales (Guisan & Thuiller 2005; Johnson & Gillingham 2005). Uno de estos métodos es el modelo de densidad de superficie (DSM, *density surface model* por sus siglas en inglés). Este método permite modelar la variación espacial en las abundancias a partir de la metodología de transectas en línea tradicional, combinando los fundamentos del muestreo de distancias basado en la probabilidad de detección (Buckland et al. 2001; Hedley & Buckland 2004) con modelos aditivos generalizados (GAM, Wood 2017).

2.2 Objetivos, hipótesis y predicciones

Los objetivos específicos del presente capítulo son los siguientes:

1. Estudiar de qué manera la productividad vegetal primaria y el riesgo de depredación por puma (atributos ambientales) y la ganadería (actividades antrópicas) influyen en la distribución de la población de guanacos en el área de estudio a lo largo de la época reproductiva.

Hipótesis y predicciones del objetivo específico 1

1A: La distribución de guanacos en el área de estudio está regulada por procesos *bottom-up*. Esto se ve reflejado en una mayor abundancia de guanacos en el área de estudio en sitios de mayor productividad vegetal primaria a lo largo de la época reproductiva.

P1A: La abundancia de individuos estimada será mayor en áreas de mayor valor medio y máximo de EVI a lo largo de la época reproductiva.

1B: La distribución de guanacos en el área de estudio está regulada por procesos *top-down*. Esto se ve reflejado en una menor abundancia de guanacos en el área de estudio en sitios con alto riesgo de depredación por puma a lo largo de la época reproductiva.

P1B: La abundancia de individuos estimada será menor en áreas de alto riesgo de depredación por puma, estimado a partir de rasgos topográficos y de información previa relevada en el área de estudio.

1C: La abundancia de guanacos en el área de estudio es menor en sitios con presencia de ganado a lo largo de la época reproductiva.

P1C: La abundancia de individuos estimada será menor en áreas de presencia de ganado (vacas, caballos, ovejas, cabras) a lo largo de la época reproductiva.

2. Estudiar de qué manera el número de hembras en el área (atributos sociales), la productividad vegetal primaria y el riesgo de depredación por puma (atributos ambientales) influyen en la distribución de machos de guanacos en el área de estudio a lo largo de la época reproductiva.

Hipótesis y predicciones del objetivo específico 2

H2A: Los machos ocupan áreas de mayor productividad vegetal primaria a lo largo de la época reproductiva.

P2A: El número de machos será mayor en área de mayor valor medio y máximo de EVI a lo largo de la época reproductiva.

H2B: Los machos establecen territorios en sitios de bajo riesgo de depredación por puma a lo largo de la época reproductiva.

P2B: El número de machos será mayor en áreas de bajo riesgo de depredación por puma, estimado a partir de rasgos topográficos y de información previa relevada en el área de estudio, a lo largo de la época reproductiva.

H2C: Los machos ocupan áreas de mayor densidad y grupos de hembras en el área a lo largo de la época reproductiva.

PB3: El número de machos será mayor en áreas de mayor número de grupos de hembras y mayor número de hembras en total a lo largo de la época reproductiva.

2.3 Materiales y Métodos

2.3.1 Área de estudio y diseño experimental

Este trabajo fue realizado en la porción Norte de La Reserva Provincial La Payunia, ubicada en la Provincia de Mendoza. Para más detalles acerca del área de estudio, ver la descripción detallada del Capítulo I (sección 1.10, figura 1.5). Se realizaron 6 campañas durante la época reproductiva, tal como se describió en la sección 1.11. En cada una de ellas, se llevaron a cabo relevamientos terrestres de guanacos y ganado (vacas, caballos, ovejas y cabras), transitando a lo largo de los caminos y huellas existentes en la reserva. Se siguió el método de línea de transectas de ancho variable (Buckland et al. 1993) que consiste en la observación directa de los animales relevados desde un vehículo conducido a una velocidad promedio de 25 km/h. Para cada grupo de animales observado, se registró el número de guanacos y ganado, la distancia al observador (con el uso de un telémetro láser), el ángulo a la línea de transecta (mediante una pínula) y posición satelital (con GPS). Además, en todos los casos que fueron posibles, se determinó la unidad social del grupo de guanacos observado y se

determinó el sexo todos los animales con el uso de un telescopio. Se efectuaron ocho transectas de longitud promedio de 9,42 km en la Reserva Provincial La Payunia, sumando un total de 75,37 km de recorrido por muestreo.

2.3.2 Modelos de Densidad de superficie

Se obtuvieron modelos de densidad de superficie (DSM) para estimar 1) cuáles son las variables predictoras que influyen en la abundancia estimada de la población de guanacos en el área relevada y 2) cuáles son las variables predictoras que influyen en el número de machos presentes en el área de estudio. Se realizó un modelo para cada muestreo, en función de una serie de posibles variables predictoras detalladas en la sección 2.3.2.3. En este trabajo, se modelaron los datos siguiendo el enfoque de dos pasos resumido en la figura 2.1 (Hedley & Buckland 2004; Miller et al. 2013). Primero, se ajustó una función de detección a los datos de distancia tomados en cada muestreo a fin de obtener la probabilidad de detección para cada grupo. Luego, las transectas fueron divididas en segmentos de distinto tamaño según el objetivo, y las observaciones fueron asignadas a los mismos. Por último, se construyó un modelo aditivo generalizado (GAM; Wood 2017) con los recuentos por segmento como variable respuesta. A continuación se detallan cada uno de los pasos.

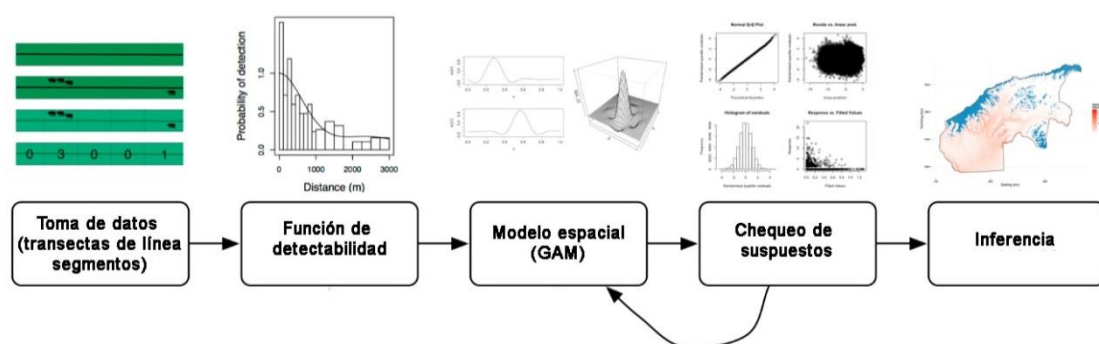


Figura 2.1: Pasos a seguir para llevar a cabo modelos de densidad de superficie. Adaptado de Miller (2013)

2.3.2.1 Ajuste de la función de detección

La función de detección en el área de estudio, $g(y)$, calcula la probabilidad de detectar un animal dado que se encuentra a una distancia y y desde la línea de transecta. Para ello, con la información del ángulo y la distancia al observador obtenida durante los muestreos de campo, se calculó la distancia perpendicular y se utilizó para estimar la función de detección. Para el objetivo de abundancia poblacional, se eliminaron los datos que estuvieran más allá de 700 metros para excluir el 10% de las observaciones más lejanas y así disminuir el error de detectabilidad (Buckland et al. 2001). Para el objetivo de distribución de machos, se eliminaron aquellos datos que se encontraran más allá de 450 metros (distancia máxima de sexado de los animales). Se consideraron las siguientes funciones como candidatas para estimar la probabilidad de detección de *L. guanicoe*:

- *uniforme* (que depende sólo de la distancia de truncamiento w)

$$g(y) = 1/w$$

- *seminormal* (con un parámetro de escala σ)

$$g(y) = \exp\left(\frac{-y^2}{2\sigma^2}\right)$$

- *tasa de riesgo* (con un parámetro de escala σ y uno de forma b)

$$g(y) = \exp\left[-\left(\frac{y}{\sigma}\right)^b\right]$$

En cada caso, se consideró al parámetro escalar σ como una constante, o como función de la covariable “tamaño de grupo” (s), expresada como $\log(s)$. De esta manera, se considera dentro de la función de detección, la posibilidad de que los grupos más grandes tengan mayor probabilidad de ser detectados a mayor distancia que los grupos pequeños. La covariable “tamaño de grupo” s_j afecta la detectabilidad vía el parámetro escalar σ , de acuerdo con la siguiente relación.

$$\sigma = \exp(\beta_0 + \sum_{j=1}^J \beta_j Z_j)$$

donde β representa parámetros estimables (Marques & Buckland 2003). Para la selección de modelos, se utilizó el criterio de información de Akaike (Burhman & Anderson 2002) y además, se exploraron visualmente los histogramas de frecuencia de distancias (Buckland et al. 2001). Con el modelo seleccionado, se realizó un reajuste agrupando las observaciones en intervalos de distancia definidos manualmente, para corregir sesgos por posibles movimientos evasivos de los animales o redondeo en el registro de las distancias (Buckland et al. 2001), utilizando un test de bondad de ajuste Chi cuadrado. Finalmente, la función de detección seleccionada fue utilizada para la construcción de los modelos de densidad de superficie.

2.3.2.2 Modelado

Cada transecta fue dividida en segmentos de longitud l , definidos por aproximadamente el doble de la distancia de truncamiento w (Hedley & Buckland 2004; Miller et al. 2013). De esta manera, se extrajeron segmentos de $l=1400m$ para el objetivo poblacional y de $l=900m$ para el objetivo de machos. Se registró el número de animales dentro de cada segmento como n_i , $i=1, \dots, T$, en un total de 61 segmentos (para el objetivo poblacional), y 90 segmentos (para el objetivo de machos). Se ajustaron GAM (Wood 2017) con una distribución binomial negativa de los errores y una función de enlace logarítmico para relacionar el recuento de animales n_i en cada segmento j con las covariables espaciales (ver más abajo). Para el objetivo poblacional, la función de detección ajustada incluyó, para algunos muestreos, una covariable a nivel de observación (tamaño de grupo), por lo tanto, se modeló la "abundancia estimada" en lugar de los "conteos", usando un estimador similar a Horvitz-Thompson (Hedley & Buckland 2004):

$$\hat{N} = \sum_{r=1}^{R_j} \frac{s_{jr}}{\hat{p}(z_{rj})}$$

Donde R_j es el número de animales en el segmento j , s_{jr} es el tamaño de grupo r en el segmento j , y p_{ij} es la probabilidad estimada de observar un animal i en un segmento j , en

función de la covariable z , obtenida de la función de detección. Para el objetivo de machos, no se utilizó la covariable “tamaño de grupo” para el cálculo de la función de detección, por lo tanto, se modelaron los “conteos” de machos (Hedley & Buckland 2004). Se evaluó la multicolinealidad entre las variables predictoras utilizando un análisis de correlación de Pearson. Se consideraron que dos variables estaban correlacionadas entre sí, si $|r| > 0,7$ (Korner-Nievergelt et al. 2015).

La selección de los términos de *smooth* (función suavizada de cada variable predictora) se realizó utilizando los métodos de Maximum Likelihood (ML; Wood 2017), con un enfoque de Teoría de la Información (Burhman & Anderson 2002). La selección de modelos se realizó en función a los menores valores de AIC, pero también tomando en cuenta la parsimonia, gráficos diagnósticos de residuos y la devianza explicada (Miller et al. 2013). La estimación de la función de detección y el modelado se realizaron con los paquetes *distance* y *dsm* para R. Se evaluó la autocorrelación de los residuos del modelo seleccionado utilizando la función *dsm.cor* del paquete *dsm*.

2.3.2.3 Estimación de variables predictoras

Mediante el Software QGIS v2.18, se generaron los segmentos de distintos tamaño según el objetivo (ver más arriba) y a cada uno de ellos se le asignaron las covariables espaciales como posibles predictoras de la densidad de guanacos. Este procedimiento se realizó para cada uno de los muestreos realizados ($n=6$)

- *Índice de vegetación mejorado (EVI)*. Este índice fue utilizado como indicador de la productividad primaria neta (Reed et al. 1994), y se obtuvo a partir de imágenes satelitales de resolución moderada de 250 m (MODIS). Estos datos son distribuidos por el Centro de Archivos Activos Distribuidos de Procesos Terrestres (LP DAAC, www.lpdaac.usgs.gov). El EVI es una versión mejorada del índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI) para el cual se minimizan el ruido de fondo de la cobertura y las influencias de partículas en suspensión residuales (Pettorelli et al. 2005). Además, se ha demostrado que es adecuado para modelar la dinámica de la estepa patagónica donde la cubierta vegetal es relativamente baja (Mohr Bell & Siebert 2008; Marino et al. 2014). Cada imagen de MODIS es el resultado de un compuesto de 16 días en el que sólo se conservan los datos de calidad superior, libres de nubes, con el fin de extraer un valor representativo único para cada píxel durante ese período particular de 16 días. Este índice se calcula a partir de la relación de reflectancia de infrarrojo rojo teniendo en cuenta la reflectancia en la banda azul, lo que la hace menos sensible a la influencia de las partículas en suspensión en la atmósfera y mejora la sensibilidad a las señales de vegetación en comparación con el NDVI (Huete et al. 2002). Para cada segmento, se calculó el valor medio y máximo de EVI para el mes y año de muestreo correspondiente.
- *Riesgo de depredación*. Para determinar el riesgo de depredación, se registraron las características fisonómicas del paisaje y en función a la bibliografía existente (Marino & Baldi 2008; Taraborelli et al. 2012; Bolgeri 2016), cada transecta fue clasificada según el riesgo de depredación como Bajo o Alto.
- *Localización espacial*. Se estimó la latitud (y) y la longitud (x) al centroide de cada segmento.

- *Presencia de ganado.* Se determinó la presencia o ausencia de ganado en cada uno de los segmentos superponiendo la capa de segmentos con la capa de localización de ganado. Se consideró que un segmento tenía presencia de ganado, si al menos un individuo de ganado caía dentro de los límites del mismo. Esta variable fue utilizada como predictora de los modelos poblacionales solamente.
- *Presencia de hembras.* Se determinó el número de grupos de hembras y la suma total de hembras por segmento. Para ello, se superpusieron las capas de segmentos y las localizaciones de las hembras y utilizando herramientas de QGIS y se estimaron las variables mencionadas. Esta variable fue utilizada como predictora de los modelos de machos solamente.

2.4 Resultados

2.4.1 Patrones de distribución espacial y temporal a nivel poblacional

Durante la temporada reproductiva 2014-2015, se realizaron en total 4156 registros de guanacos, de los cuales 1423 fueron observados en 214 grupos durante el período de formación de grupos, 1471 animales en 302 grupos durante el período de parición-apareamiento y 1262 repartidos en 270 grupos durante el período post-apareamiento. El rango del tamaño de grupos varió entre 1 y 220 animales. En la época reproductiva de 2016-2017, se realizaron en total 5092 registros. Los conteos para cada período fueron 1712, 2077 y 1303 registros de animales y el número de grupos para cada período fue 243, 344 y 339, con un rango de tamaños entre 1 y 344 guanacos.

2.4.1.1 Función de detección

Los modelos que mejor ajustaron la función de detección a escala poblacional durante la época reproductiva fueron distintos según el período muestreado (tabla 2.1). Para la temporada 2014-2015, todas las funciones de detección seleccionadas incluyeron al tamaño de grupo como covariable, mientras para la temporada 2016-2017, esta covariable sólo fue incluida en el período de formación de grupos.

En la figura 2.2, se muestra la función de detección para cada muestreo, luego de reajustar los modelos seleccionados modificando los intervalos de distancia. Estos modelos fueron luego utilizados para generar los modelos de densidad de superficie para cada período reproductivo.

Tabla 2.1: Modelos utilizados para ajustar la función de detección para *L. guanicoe* a nivel poblacional. En los modelos que incluyeron una covariable, ésta se indica entre paréntesis. Los modelos de mejor ajuste están señalados en negrita. Se incluye el p-valor del test de Crámer-von Mises y la diferencia del Criterio de información de Akaike con el modelo de mejor ajuste (ΔAIC).

Temporada	Periodo	Modelo	C-vM p-valor	ΔAIC
2014-2015	Formación de grupos	Hazard rate (tamaño de grupo)	0,55	0,00
		Uniforme	0,39	6,09
		Hazard rate	0,56	6,52
	Parición-apareamiento	Hazard rate (tamaño de grupo)	0,61	0,00
		Hazard rate	0,57	0,06
		Half normal (tamaño de grupo)	0,28	3,90
		Half normal	0,22	7,34
	Post-apareamiento	Half normal (tamaño de grupo)	0,89	0,00
		Hazard rate (tamaño de grupo)	0,91	0,12
		Uniforme	0,85	5,4
		Half-normal	0,92	6,69
		Hazard-rate	0,69	8,23
2016-2017	Formación de grupos	Half normal (tamaño de grupo)	0,80	0,00
		Hazard rate (tamaño de grupo)	0,82	0,07
	Parición-apareamiento	Half normal	0,10	0,00
		Uniforme	0,10	1,02
		Hazard rate	0,07	1,64
		Half normal (tamaño de grupo)	0,10	1,98
		Hazard rate (tamaño de grupo)	0,07	3,56
	Post-apareamiento	Uniforme	0,81	0,00
		Hazard rate	0,80	1,38
		Half normal (tamaño de grupo)	0,10	12,32

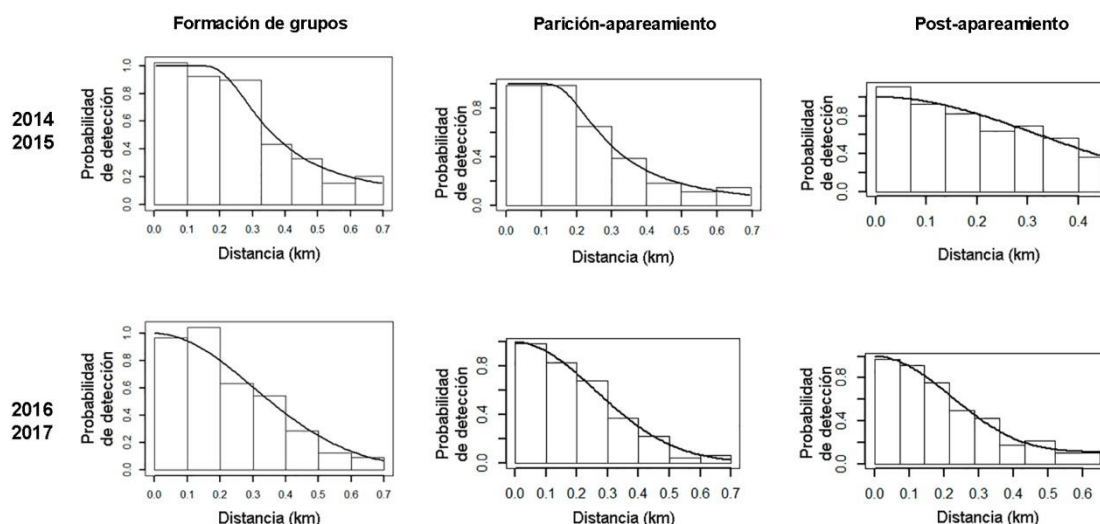


Figura 2.2: Histogramas de frecuencia para las observaciones de *L. guanicoe* a nivel poblacional, agrupadas en intervalos de distancia desde la línea de transecta. La línea sólida representa la función de detección de mejor ajuste para cada muestreo realizado.

2.4.1.2 Modelos de densidad de superficie

Como resultados del análisis de multicolinealidad, las variables predictoras valor medio de EVI y valor máximo de EVI no fueron evaluadas de manera conjunta en los modelos de densidad de superficie ajustados para cada período ($r=0,90$).

La tabla 2.2 resume los modelos de densidad de superficie puestos a prueba para evaluar influencia de variables ambientales y antrópicas sobre la abundancia de la población para cada período en cada una de las temporadas de muestreo, y la tabla 2.3 detalla los valores de los términos *smooth* y los factores de los modelos elegidos. Los modelos elegidos para el período de formación de grupos obtuvieron una devianza explicada de 13,5% y 34,60% en cada temporada. En ambos modelos, los animales fueron más abundantes en áreas de alto riesgo de depredación por puma (tabla 2.3). En la temporada 2014-2015, la abundancia estimada fue mayor en áreas de menor valor medio de EVI, mientras que para el 2016-2017, la abundancia también fue explicada por las covariables espaciales (figura 2.3, tabla 2.3).

Tabla 2.2: Modelos de superficie de densidad puestos a prueba para *L. guanicoe* a nivel poblacional a lo largo de la época reproductiva. Los modelos seleccionados para cada muestreo se muestran en negrita. AIC: Criterio de Información de Akaike; ML: valor de máxima verosimilitud, DevExpl: Devianza explicada

Periodo		Modelo	AIC	Δ AIC	R ² ajustado	-ML	DevExpl (%)
	Formación de grupos	s(x, y)	494,66	2,46	0,10	243,78	16,60
		s(x, y) + s(max_evi) + ganado	495,75	3,55	-0,05	241,88	13,10
		s(x, y) + s(max_evi) + ganado + depredación	495,57	3,37	-0,07	240,79	15,70
		s(x, y) + ganado + depredación	495,82	3,62	-0,05	241,91	13,00
		s(x,y) + depredación	495,69	3,49	-0,141	242,85	10,40
		s(media_evi) + depredación	492,20	0,00	-0,34	242,1	13,5
		s(max_evi) + depredación	497,10	4,90	-0,02	244,55	6,06
2014 2015	Parición-apareamiento	s(x)+s(y)+s(media_evi)	547,28	16,11	-0,0959	268,64	3,85
		s(x)+s(y)+s(max_evi)	547,88	16,71	-0,35	268,94	3,57
		s(x,k=30)+s(y)+depredación	546,05	14,88	-0,67	268,03	7,08
		s(x)+s(y)+ganado	547,27	16,10	-0,44	268,62	4,74
		s(media_evi)+depredación	546,77	15,60	-0,21	269,38	1,87
		s(max_evi)+depredación	549,51	18,34	-0,11	270,76	2,05
		s(media_evi)+ganado+predación	548,68	17,51	-0,25	269,34	1,98
	Post-apareamiento	s(media_evi)+s(y)+s(x)+depredación	531,17	0,00	0,27	269,70	44,30
		s(x, y)	529,06	1,04	0,38	265,46	49,00
		s(x,y)+s(media_evi)	528,42	0,40	0,16	265,06	50,60
		s(x,y)+depredación	528,02	0,00	0,36	265,10	51,20
		s(media_evi)+depredación	550,75	22,73	-0,06	271,37	5,07
		s(media_evi)+s(x,y)+depredación	528,62	0,60	0,18	264,89	51,80
		s(media_evi)+s(x,y)+depredación+ganado	529,58	1,56	0,49	264,35	52,80
	Formación de grupos	s(max_evi)+s(x,y)+depredación	529,53	1,51	0,35	265,10	51,20
		s(x,y)+ganado+predación	529,30	1,28	0,57	264,69	52,10
		s(x,y)	557,42	6,06	0,10	276,14	29,10
		s(x,y)+s(media_evi)	556,93	5,57	0,15	275,05	28,00
		s(x,y)+s(max_evi)	556,90	5,54	0,05	275,26	30,40
		s(x,y)+depredación	551,36	0,00	0,02	272,76	34,60
		s(media_evi)+s(x,y)+depredación	552,69	1,33	0,04	272,17	32,30
2016 2017	Parición-apareamiento	s(max_evi)+s(x,y)+depredación	552,36	1,00	-0,02	272,24	34,60
		s(x,y)+s(media_evi)	561,38	2,70	-0,05	275,69	0,12
		ganado+s(max_evi)	558,68	0,00	-0,01	275,34	1,07
		s(x,y)+depredación	561,39	2,71	-0,05	275,70	0,10
		s(x,y)+ganado	560,68	2,00	-0,04	275,34	1,06
		s(media_evi)+depredación	559,39	0,71	-0,03	275,70	0,10
		s(max_evi)+depredación	559,22	0,54	-0,03	275,61	0,33
	Post-apareamiento	depredación+ganado	558,88	0,20	-0,02	275,44	0,80
		s(max_evi)+s(x,y)+depredación	560,65	1,97	-0,03	275,33	1,09
		s(x,y)+s(media_evi)	488,44	1,88	0,21	243,08	44,6
		s(x,y)+depredación	489,65	3,09	0,35	245,58	48,2
		s(x,y)+ganado	491,85	5,29	0,32	245,6	45,6
		s(x,y)+ganado+predación	492,19	5,63	0,33	245,49	47,8
		s(max_evi)+depredación	502,56	16,00	-0,01	247,28	1,21
		s(media_evi)+s(x,y)+depredación	486,56	0,00	0,18	241,92	47,80
		s(media_evi)+s(x,y)+depredación+ganado	488,48	1,92	0,18	241,87	47,80

Tabla 2.3: Resumen de los modelos finales por período para *L. guanicoe* a escala poblacional. Gle: grados de libertad efectivos; glr: grados de libertad de referencia.

Temporada	Periodo/escala			
2014-2015	Formación de grupos/ población	Términos smooth	gle	glr
		s(media_evi)	1	1
		Factores	Estimador	Error estándar
		ordenada al origen	3,20	0,29
		depredación: bajo	-1,31	0,53
		Términos smooth	gle	glr
	Parición-apareamiento/ población	s(media_evi)	1,00	1,00
		s(y)	5,89	7,38
		s(x)	3,55	4,30
		Factores	Estimador	Error estándar
		ordenada al origen	21,02	0,24
		depredación: bajo	14,02	0,57
	Post-apareamiento/ población	Términos smooth	gle	glr
		s(x,y)	11,7	15,45
		Factores	Estimador	Error estándar
		ordenada al origen	2,37	0,23
		depredación: bajo	-0,52	0,52
2016-2017	Formación de grupos/ población	Términos smooth	gle	glr
		s(x,y)	7,76	10,4
		Factores	Estimador	Error estándar
		ordenada al origen	3,30	0,26
		depredación: bajo	-1,63	0,58
		Términos smooth	gle	glr
	Parición-apareamiento/ población	s(max_evi)	1.000	1.000
		Factores	Estimador	Error estándar
		ordenada al origen	3,79	0,16
		ganado_presencia	-0,36	0,47
		Términos smooth	gle	glr
	Post-apareamiento/ población	s(media_evi)	1.000	1.000
		s(x,y)	11	15
		Factores	Estimador	Error estándar
		ordenada al origen	2,76	0,17
		depredación: bajo	0,66	0,42

El modelo elegido para el período de parición-apareamiento obtuvo una devianza explicada de 44,30%. Para la temporada 2016-2017, no fue posible ajustar un modelo para este período que arrojará estimaciones confiables (tabla 2.3). Los guanacos fueron más abundantes en áreas de bajo riesgo de depredación por puma y mayor valor medio de EVI (tabla 2.3, figura 2.3). Para el período post-apareamiento, los modelos elegidos obtuvieron una devianza explicada de 51,20% y 47,8% para cada temporada. Además de las covariables espaciales, la abundancia de guanacos fue explicada por el nivel de depredación por puma en ambas temporadas pero de manera contraria. Mientras que en el 2014-2015, los guanacos fueron más abundantes en áreas de alto riesgo, en el 2016-2017, los animales fueron más abundantes en áreas de bajo riesgo de depredación (tabla 2.3). Además, en esta temporada, los animales también se distribuyeron en áreas de mayor valor medio de EVI (figura 2. 3).

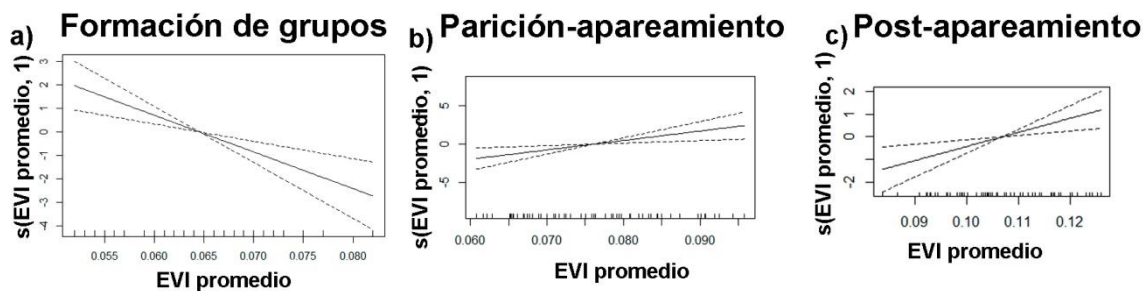


Figura 2.3: Funciones smooth o de suavizado de las covariables incluidas en los mejores modelos dsm en los tres periodos de la época reproductiva a nivel poblacional. a) EVI promedio para la temporada 2014-2015; b) EVI promedio para la temporada 2014-2015; c) EVI promedio para la temporada 2016-2017. Las líneas punteadas representan los intervalos de confianza del 95%. El número entre paréntesis en s representa los grados de libertad efectivos de la función.

2.4.2 Patrones de distribución espacial y temporal a nivel de machos

Durante la temporada reproductiva 2014-2015, se realizaron en total 471 registros de machos, de los cuales 119 fueron observados durante el período de formación de grupos, 184 animales durante el período de parición-apareamiento y 168 durante el período post-apareamiento. En la época reproductiva de 2016-2017, se realizaron en total 638 registros de machos. Los conteos para cada período fueron 167, 242 y 228 animales. Si bien se estimó la unidad social a la que pertenecían los machos registrados, esta variable no pudo ser incorporada en los modelos de densidad de superficie debido a que las variables predictoras deben ser a escala del segmento y no a escala individual.

2.4.2.1 Función de detección

Los modelos que mejor ajustaron la función de detección a escala de machos durante la época reproductiva fueron distintos según el período muestreado (tabla 2.4). En la figura 2.4, se muestra la función de detección para cada muestreo, luego de reajustar los modelos seleccionados modificando los intervalos de distancia. Estos modelos fueron luego utilizados para generar los modelos de densidad de superficie para cada período reproductivo.

Tabla 2.4: Modelos utilizados para ajustar la función de detección para *L. guanicoe* para modelar la distribución de machos. Los modelos de mejor ajuste están señalados en negrita. Se incluye el p-valor del test de Crámer-von Mises y la diferencia del Criterio de información de Akaike con el modelo de mejor ajuste (ΔAIC).

Temporada	Periodo	Modelo	C-vM p-valor	ΔAIC
2014-2015	Formación de grupos	Half normal	0,48	0,00
		Uniforme	0,41	1,23
		Hazard rate	0,32	1,64
	Parición-apareamiento	Hazard rate	0,64	0,00
		Half normal	0,53	0,07
	Post-apareamiento	Half normal	0,82	0,00
		Uniforme	0,90	0,48
		Hazard rate	0,95	1,89
	2016-2017	Formación de grupos	Half normal	0,69
Uniforme			0,78	0,10
Hazard rate			0,82	1,62
Parición-apareamiento		Uniforme	0,16	0,00
		Half normal	0,19	0,72
		Hazard rate	0,17	2,44
Post-apareamiento		Uniforme	0,76	0,00
		Half normal	0,81	0,60
		Hazard rate	0,80	2,61

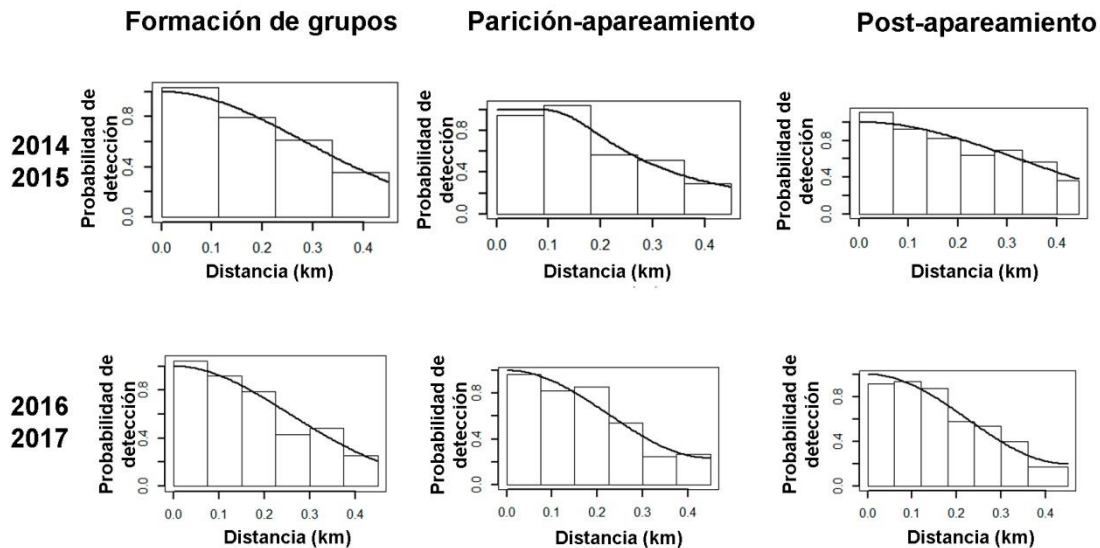


Figura 2.4: Histogramas de frecuencia para las observaciones de *L. guanicoe* a nivel de número de machos, agrupadas en intervalos de distancia desde la línea de transecta. La línea sólida representa la función de detección de mejor ajuste para cada muestreo realizado.

2.4.2.2 Modelos de densidad de superficie

Como resultados del análisis de multicolinealidad, las variables predictoras número de hembras y número de grupos de hembras no fueron evaluadas de manera conjunta en los modelos de densidad de superficie ajustados para cada período ($r=0,79$).

La tabla 2.5 resume los modelos de densidad de superficie puestos a prueba para evaluar influencia de variables ambientales y sociales sobre la abundancia de machos para cada período en cada una de las temporadas de muestreo, y la tabla 2.6 detalla los valores de los términos *smooth* y los factores de los modelos elegidos. Los modelos elegidos para el período de formación de grupos obtuvieron una devianza explicada de 67% y 60,10% en cada temporada. En ambos modelos, la abundancia de machos estuvo influenciada por covariables espaciales (figura 2.6) y por el número de grupos de hembras (tabla 2.6). Los machos fueron más abundantes en áreas de mayor número de grupos de hembras, pero esta relación se invirtió a números de grupos máximos (figura 2.5). Además, en la temporada 2016-2017, la abundancia fue mayor en áreas de mayor valor medio de EVI (figura 2.5, tabla 2.6).

Los modelos elegidos para el período de parición-apareamiento obtuvieron una devianza explicada de 59,70% y 38%. En la temporada 2014-2015, los machos fueron más abundantes en áreas de mayor número de hembras y de mayor valor máximo de EVI (tabla 2.6, figura 2.5). En la temporada 2016-2017, la abundancia estuvo explicada por un mayor número de grupos de hembras (tabla 2.6, figura 2.5). Además, en ambas temporadas, las covariables espaciales formaron parte de los modelos finales y revelaron una mayor abundancia relativa hacia el NE del área de estudio (figura 2.6). Para el período post-apareamiento, los modelos elegidos obtuvieron una devianza explicada de 64,80% y 62,70%. Además de las covariables espaciales en ambas temporadas (mayor abundancia relativa hacia el Noreste del área de estudio, figura 2.6), la abundancia de machos fue explicada por un mayor número de grupos de hembras en el 2014-2015 y por un mayor número de hembras en total en el 2016-2017. Además, en el 2014-2015, los valores máximos de EVI también resultaron importantes (figura 2.5, tabla 2.6)

Tabla 2.5: Modelos de superficie de densidad puestos a prueba para *L.guanicoe* a nivel de machos a lo largo de la época reproductiva. Los modelos seleccionados para cada muestreo se muestran en negrita. AIC: Criterio de Información de Akaike; ML: valor de máxima verosimilitud, DevExpl: Devianza explicada.

Periodo		Modelo	AIC	Δ AIC	R ² ajustado	-ML	DevExpl (%)
2014 2015	Formación de grupos	s(x,y)+s(num_hembras)	224,64	1,75	0,684	114,90	67,10
		s(x,y)+s(grupo_hembras)	222,89	0,00	0,713	113,79	67,00
		s(x,y)+s(grupo_hembras)+depredación	224,71	1,82	0,709	113,77	66,80
		s(x,y)+s(num_hembras)+depredación	226,35	3,46	0,679	114,89	67,00
		s(x,y)+s(grupo_hembras)+s(media_evi)	225,41	2,52	0,714	113,54	66,50
		s(x,y)+s(grupo_hembras)+s(max_evi)	224,40	1,51	0,712	113,74	67,30
		s(x,y)+s(grupo_hembras)+s(max_evi)+depredación	226,30	3,41	0,708	113,73	67,10
		s(x,y)+s(max_evi)+depredación	239,19	16,3	0,556	118,54	59,00
	Parición- apareamiento	s(x,y)+s(num_hembras)	297,17	4,33	0,49	145,85	53,50
		s(x,y)+depredación	308,63	15,79	0,51	153,43	48,00
		s(x,y)+s(num_hembras)+depredación	297,75	4,91	0,49	144,96	52,20
		s(x,y)+s(grupo_hembras)+s(media_evi)	296,46	3,62	0,30	144,99	54,00
		s(x,y)+s(grupo_hembras)+s(max_evi)	293,02	0,18	0,57	145,22	59,60
		s(x,y)+s(num_hembras)+s(media_evi)	296,73	3,89	0,43	145,31	54,50
		s(x,y)+s(num_hembras)+s(max_evi)	292,84	0,00	0,61	145,33	59,70
		s(x,y)+s(num_hembras)+s(max_evi)+depredación	293,57	0,73	0,60	143,76	57,10
	Post- apareamiento	s(x,y)+s(num_hembras)	285,33	3,79	0,51	144,18	58,80
		s(x,y)+s(grupo_hembras)	288,34	6,80	0,41	145,50	58,20
		s(x,y)+s(num_hembras)+depredación	285,66	4,12	0,50	143,86	59,20
		s(x,y)+s(grupo_hembras)+s(media_evi)	291,24	9,70	0,37	145,44	57,40
		s(x,y)+s(grupo_hembras)+s(max_evi)	281,54	0,00	0,61	143,08	64,80
		s(x,y)+s(num_hembras)+s(media_evi)	287,33	5,79	0,48	144,01	58,30
		s(x,y)+s(num_hembras)+s(max_evi)	284,61	3,07	0,58	143,43	60,90
		s(x,y)+s(num_hembras)+s(max_evi)+depredación	284,75	3,21	0,58	142,96	61,30
2016 2017	Formación de grupos	s(x,y)+s(num_hembras)	295,90	7,81	0,43	152,57	55,10
		s(x,y)+s(grupo_hembras)	292,70	4,61	0,43	150,93	56,70
		s(x,y)+depredación	294,94	6,85	0,45	152,43	55,60
		s(x,y)+s(num_hembras)+depredación	295,77	7,68	0,43	151,97	56,10
		s(x,y)+s(grupo_hembras)+s(media_evi)	288,09	0,00	0,48	148,02	60,10
		s(x,y)+s(grupo_hembras)+s(max_evi)	289,92	1,83	0,44	148,60	58,80
		s(x,y)+s(num_hembras)+s(media_evi)	291,12	3,03	0,47	149,61	58,70
		s(x,y)+s(grupo_hembras)+s(media_evi)+depredación	289,10	1,01	0,47	147,94	60,50
	Parición- apareamiento	s(x,y)+s(grupo_hembras)	358,17	0,00	0,32	176,11	38,00
		s(x,y)+s(grupo_hembras)+ depredación	358,18	0,01	0,34	175,34	40,10
		s(x,y)+s(num_hembras)+ depredación	361,72	3,55	0,38	177,96	40,80
		s(x,y)+s(grupo_hembras)+s(media_evi)	359,89	1,72	0,31	176,02	37,80
		s(x,y)+s(grupo_hembras)+s(max_evi)	359,01	0,84	0,33	175,47	38,70
		s(x,y)+s(num_hembras)+s(max_evi)	363,13	4,96	0,37	178,10	39,10
		s(x,y)+s(grupo_hembras)+s(media_evi)+depredación	360,01	1,84	0,33	175,33	40,20
		s(x,y)+s(num_hembras)+s(media_evi)+depredación	363,25	5,08	0,38	177,93	41,10

Post-apareamiento	$s(x,y)+s(\text{grupo_hembras})$	317,66	1,13	0,59	164,98	61,60
	$s(x,y)+s(\text{grupo_hembras})+\text{depredación}$	319,02	2,49	0,59	164,97	61,70
	$s(x,y)+s(\text{num_hembras})$	316,53	0,00	0,61	165,33	62,70
	$s(x,y)+s(\text{num_hembras})+\text{depredación}$	317,95	1,42	0,61	165,31	62,70
	$s(x,y)+s(\text{grupo_hembras})+s(\text{media_evi})$	325,00	8,47	0,6	164,63	61,40
	$s(x,y)+s(\text{grupo_hembras})+s(\text{max_evi})$	323,69	7,16	0,59	164,8	60,90
	$s(x,y)+s(\text{num_hembras})+s(\text{media_evi})$	319,83	3,30	0,58	165,49	59,70
	$s(x,y)+s(\text{num_hembras})+s(\text{media_evi})+\text{depredación}$	319,97	3,44	0,60	165,03	62,10

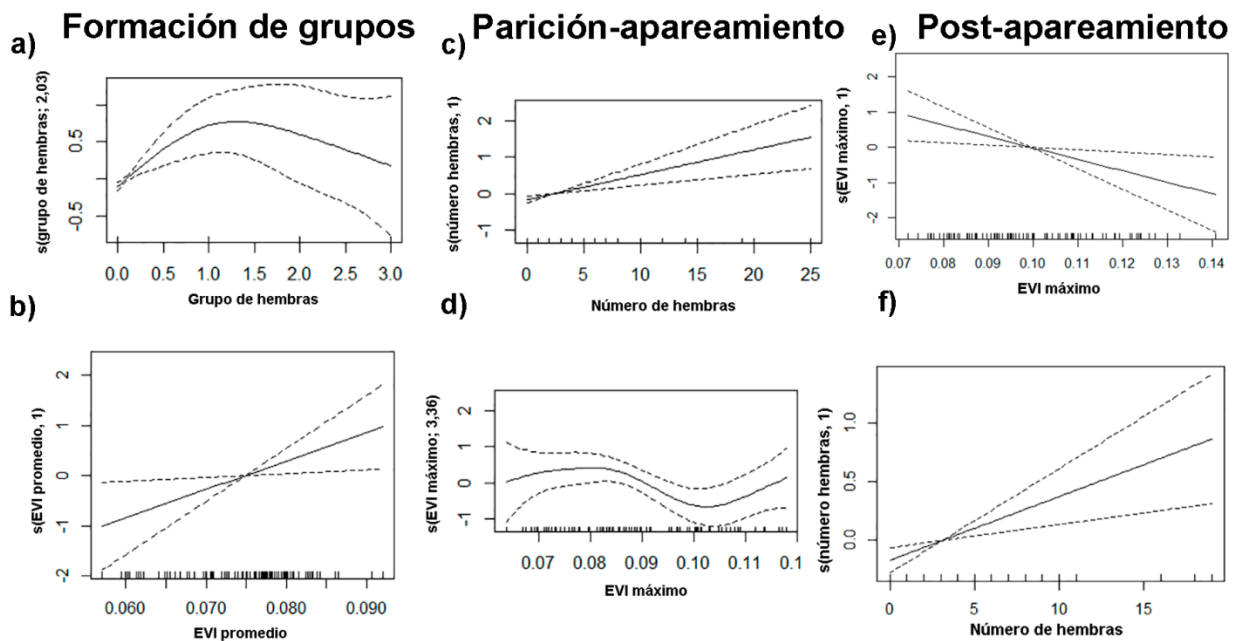


Figura 2.5: Funciones smooth o de suavizado de las covariables incluidas en los mejores modelos dsm en los tres periodos de la época reproductiva a nivel de machos. a) Grupo de hembras en la temporada 2014-2015; b) EVI promedio para la temporada 2016-2017; c) Número de hembras para la temporada 2014-2015; d) EVI máximo para la temporada 2014-2015; e) EVI máximo para la temporada 2015-2015; f) Número de hembras para la temporada 2016-2017. Las líneas punteadas representan los intervalos de confianza del 95%. El número entre paréntesis en s representa los grados de libertad efectivos de la función.

Tabla 2.6: Resumen de los modelos finales por período para *L. guanicoe* a escala de machos. Gle: grados de libertad efectivos; glr: grados de libertad de referencia.

Temporada	Periodo/escala			
2014-2015	Formación de grupos/machos	Términos smooth	gle	glr
		s(x,y)	9,66	12,85
		s(grupo_hembras)	2,03	2,28
		Factores	Estimador	Error estándar
		ordenada al origen	0,32	0,15
		Términos smooth	gle	glr
	Parición-apareamiento/machos	s(x,y)	6,82	9,12
		s(num_hembras)	1,00	1,00
		s(max_evi)	3,36	4,12
		Factores	Estimador	Error estándar
		ordenada al origen	0,92	0,12
		Términos smooth	gle	glr
	Post-apareamiento/machos	s(x,y)	13,24	17,16
		s(grupo_hembras)	1,00	1,00
		s(max_evi)	1,00	1,00
		Factores	Estimador	Error estándar
		ordenada al origen	0,68	0,13
2016-2017	Formación de grupos/machos	Términos smooth	gle	glr
		s(x,y)	13,69	17,78
		s(grupo_hembras)	1,00	1,00
		s(media_evi)	1,00	1,00
		Factores	Estimador	Error estándar
		ordenada al origen	0,77	0,14
	Parición-apareamiento/machos	Términos smooth	gle	glr
		s(x,y)	5,6	7,49
		s(grupo_hembras)	1,00	1,00
		Factores	Estimador	Error estándar
		ordenada al origen	1,52	0,11
		Términos smooth	gle	glr
	Post-apareamiento/machos	s(x,y)	15,77	20,06
		s(num_hembras)	1,00	1,00
		Factores	Estimador	Error estándar
		ordenada al origen	1,46	0,09

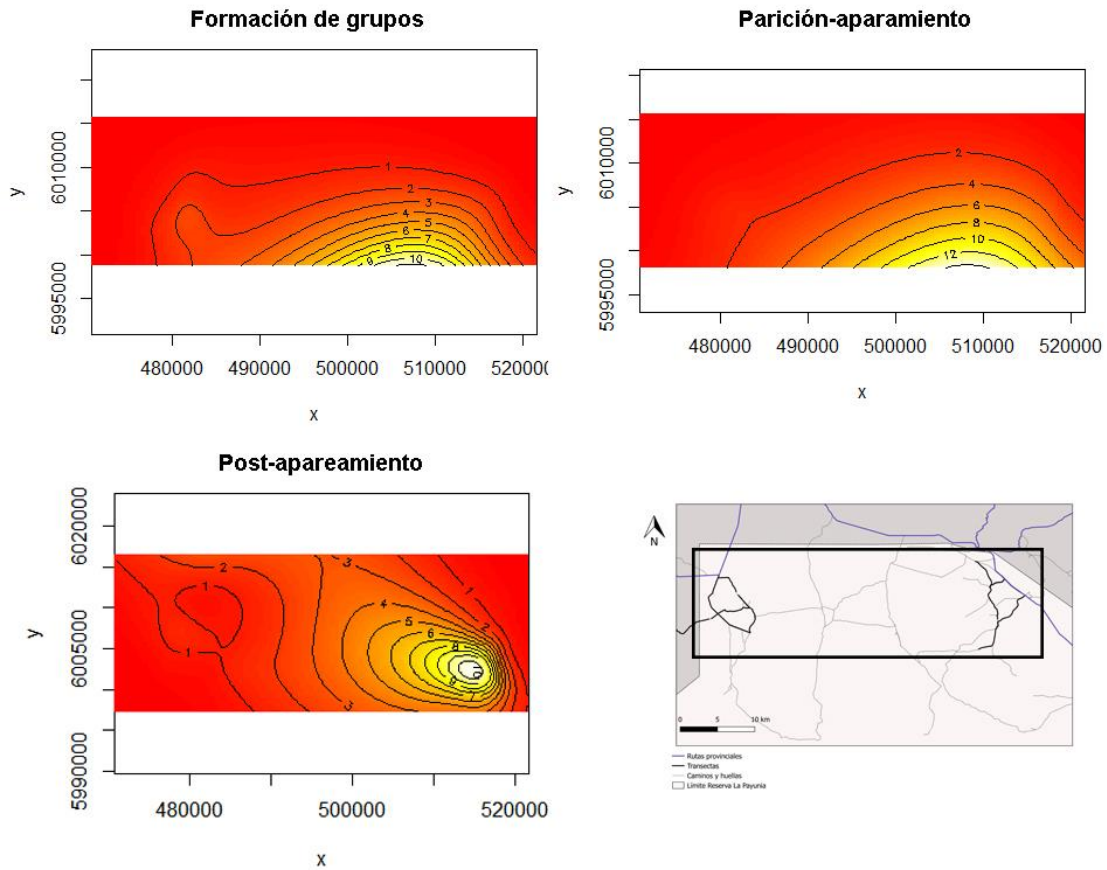


Figura 2.6: Término bivariado espacial (x,y) incluido en los mejores modelos *dsm* en los tres periodos de la época reproductiva a nivel de machos. Sólo se presentan los resultados de la temporada 2014-2015 a modo ilustrativo. Se presenta el mapa del área de estudio y el área relevada con un rectángulo negro como referencia espacial. Las figuras se encuentran en la escala de abundancia, pero los valores son relativos y no deben ser interpretados directamente. Los colores Blanco/amarillo indican valores de abundancia relativa altos, mientras que el rojo indica valores bajos.

2.5 Discusión

En este capítulo, se utilizaron novedosas herramientas metodológicas de modelado espacialmente explícito para evaluar de qué manera los factores ambientales, antrópicos y sociales influyen a la abundancia de la población de guanacos, a nivel general, y de machos, a nivel particular, a lo largo de la época reproductiva en la reserva La Payunia. Los modelos de densidad de superficie aplicados permitieron estudiar estas relaciones de una manera más precisa, ya que se pudo corregir el conteo de los animales por la probabilidad de detección estimada.

En la mayoría de los muestreos (todos los de la temporada 2014-2015 y en el período de formación de grupos de la temporada 2016-2017), el tamaño de grupo mostró tener un efecto en la probabilidad de detectar guanacos, siendo seleccionados los modelos que incorporaron esta variable en el ajuste de la función de detección para estos ungulados a nivel poblacional (tabla 2.1). Como consecuencia de la estructura social propia de la especie

(Franklin 1983), durante los relevamientos es factible obtener observaciones de un único individuo o de cientos de ellos. Naturalmente, los grupos pequeños son difíciles de detectar a mayores distancias por lo que incorporar la variable tamaño de grupo a la función de detección mejoró su ajuste a través de corregir el tamaño promedio de grupo observado por un valor estimado (Buckland et al. 2001).

2.5.1 Modelos de densidad de superficie a nivel poblacional

A escala poblacional, fue posible ajustar modelos de densidad de superficie para los tres períodos considerados durante la época reproductiva que en general, explicaron entre un 13,50% y un 51,20% de la devianza. Los modelos elegidos incorporaron variables relacionadas con la productividad primaria, el riesgo de depredación y en algunos casos, las coordenadas geográficas. Las variables relacionadas con acciones antrópicas (presencia de ganado) no figuraron en ninguno de los modelos finales.

Los resultados obtenidos apoyaron parcialmente las hipótesis planteadas en relación a la productividad vegetal primaria del área, estimada a partir del uso de imágenes satelitales. Mientras que para los períodos de parición-apareamiento y post-apareamiento, la abundancia de *L. guanicoe* fue mayor en áreas de mayor EVI, durante el período de formación de grupos, esta relación fue inversa (tabla 2.3). Como se mencionó anteriormente, numerosos estudios en otras especies han probado la utilidad del uso de índices obtenidos a partir de imágenes satelitales como indicadores para vincular la dinámica de la vegetación con la distribución, abundancia y dinámica de los animales (Olson et al. 2011; Pettorelli et al. 2011; Ryan et al. 2012). Como sucede en guanacos, la relación entre la productividad y la abundancia de las especies tampoco es siempre directa. Por ejemplo, la gacela de Mongolia, prefiere rangos intermedios de productividad (Mueller et al. 2008). En otro estudio en el que se evaluó la relación entre datos de ausencia/presencia de distintas especies y el NDVI, se encontró que los ñues (*Connochaetes taurinus*) se asociaron positivamente con áreas de mayores valores de este índice, mientras que para el antílope común (*Taurotragus oryx*) no se encontró una relación significativa (Verlinden & Masogo 1997).

Los antecedentes con respecto a esta relación en guanacos también han sido diversos. Por ejemplo, otro estudio realizado en La Payunia a una escala similar a la de utilizada en esta tesis, indicó que la abundancia de guanacos estimada en febrero fue mayor en áreas de mayor EVI medio (Schroeder et al. 2018), coincidiendo con los resultados encontrados para el período de post-apareamiento. Por otro lado, estudios realizados a escala regional en el sur de la Patagonia argentina encontraron una asociación negativa entre la presencia de guanacos y la productividad primaria en primavera-verano (Travaini et al. 2007; Pedrana et al. 2010). Estos autores argumentan que esta relación negativa está relacionada con fenómenos de competencia con el ganado ovino. En áreas en las que el ganado ovino está presente en altas densidades, monopolizando los sitios más productivos, el guanaco se ve desplazado a sitios de baja productividad (Pedrana et al. 2010). Sin embargo, esta explicación no sería factible para los resultados encontrados en La Payunia durante el período de formación de grupos. De hecho, la presencia de ganado no figuró en ninguno de los modelos seleccionados a nivel poblacional. Como se mencionó en el capítulo I de esta tesis, la población de La Payunia es parcialmente migratoria (Bolgeri 2016). Durante el período de formación de grupos, los individuos aún se encuentran en pleno movimiento hacia la zona en la que pasarán el verano y

es probable que la asociación negativa encontrada entre la abundancia de guanacos y la productividad primaria no refleje verdaderas preferencias de hábitat, sino que sea producto del uso de zonas de modo transitorio. Además, se ha observado que entre los meses de fines del invierno y principios de primavera, se produce el mínimo de productividad vegetal anual (ver anexo 1: tabla A.1, figura A.1; Schroeder et al. 2013). En cambio, la asociación positiva entre estas variables para el resto de los períodos estaría relacionada con la elección de territorios de alta productividad y calidad, donde las altas demandas energéticas, propias del pico de la época reproductiva, puedan ser afrontadas (Bank et al. 2003). Este tema será discutido con mayor profundidad en la siguiente sección en la que se abordará la relación entre la productividad primaria y la abundancia de machos.

Con respecto a la abundancia de guanacos en función del riesgo de depredación estimado de manera indirecta, los resultados indicaron que esta variable fue importante para predecir la distribución y abundancia de guanacos a lo largo de la época reproductiva. Como ocurrió con el EVI, el riesgo de depredación mantuvo una relación variable con la abundancia durante los tres periodos considerados. Durante la formación de grupos, la abundancia de guanacos estuvo asociada a sitios con alto riesgo de depredación, mientras que durante el periodo de parición-apareamiento, la relación fue inversa. En el caso del periodo de post-apareamiento, la abundancia de guanacos fue mayor en áreas de mayor riesgo en la temporada 2014-2015, y en áreas de menor riesgo en la temporada 2016-2017 (tabla 2. 3). En La Payunia, existen algunos estudios que evaluaron la dinámica entre pumas y guanacos desde distintas perspectivas (Bolgeri 2016; Gelin et al. 2017). Tal como indica Bolgeri (2016), los guanacos que se desplazan entre el Oeste y el Este de la reserva se enfrentarían a un riesgo de depredación cambiante en su ruta migratoria. De esta manera, y en coincidencia con lo ocurrido con la productividad primaria, es posible que debido al movimiento que los animales aún realizan durante el período de formación de grupos, se utilicen zonas transitorias que significan un mayor riesgo. Es importante tener en cuenta también, que el riesgo de depredación fue estimado de manera indirecta, a partir de la evaluación de características del paisaje como la topografía y la estructura vegetal (Marino & Baldi 2008; Taraborelli et al. 2012; Bolgeri 2016) y no consideró la frecuencia de ocurrencia del puma en el área de estudio. Gelin et al. (2017) reportaron que la densidad de pumas en el norte La Payunia fue un 16% menor en invierno (entre julio y octubre) con respecto a los valores de verano (entre octubre y enero). En este sentido, es posible que la mayor abundancia de guanacos en áreas de topografía escarpada y vegetación alta haya sido compensada por una menor ocurrencia de su depredador.

De manera alternativa, es posible que el uso de áreas de mayor riesgo de depredación este asociado a una disminución en la disponibilidad de recursos. Donadio et al. (2012) observaron en la población de vicuñas del Parque Nacional San Guillermo (Provincia de San Juan) que durante los periodos críticos de estrés nutricional los individuos utilizaron sitios donde la probabilidad de depredación es mayor (ceranos a roquedales y cañadones) en favor de aumentar las chances de acceder a recursos alimenticios. Es posible que la población de guanacos de La Payunia tenga un patrón similar. Valores mínimos de productividad primaria durante fines del invierno y principios de la primavera (ver anexo 1: figura A.1) pudieron haber inducido a los guanacos a realizar un compromiso entre áreas de mayor riesgo de depredación indirecto y el acceso de recursos alimentarios (Donadio et al. 2012). Este argumento también

podría explicar la diferencia encontrada entre años en el periodo de post-apareamiento, ya que los valores de EVI fueron menores en la temporada 2014-2015 (ver anexo 1: figura A.1). Por otro lado, en este periodo, una buena calidad de los recursos resulta fundamental si se tiene en cuenta que las hembras se encuentran amamantando y las crías dependen casi exclusivamente de ellas. Finalmente, la mayor abundancia de la población en sitios abiertos con bajo riesgo de depredación durante el pico de la época reproductiva coincide con lo encontrado para otros ungulados en la savana africana (Smit 2011; Burkepile et al. 2013) y tiene implicancias a nivel reproductivo (Bank et al. 2003).

Los resultados obtenidos con respecto a la abundancia de guanacos y su relación con el ganado fue diferente a la encontrada en otros trabajos (Baldi et al. 2001; Pedrana et al. 2010; Schroeder et al. 2013; Radovani et al. 2014). En estos estudios, se observó una asociación negativa entre *L. guanicoe* y ovejas y cabras, otorgando evidencia acerca de un mecanismo de competencia por recursos entre estas especies de herbívoros. En La Payunia, Schroeder (2013) reportó que el guanaco se asocia negativamente con cabras y ovejas, pero no ocurre a la inversa, lo cual sugiere que la segregación espacial entre estos herbívoros es consecuencia de que *L. guanicoe* evita los sitios que cabras y ovejas utilizan.

Esta aparente falta de relación entre la abundancia de guanacos y ganado encontrada en esta tesis podría estar relacionada con cuestiones metodológicas. En primer lugar, en el análisis no se diferenció entre ganado mayor (caballos y vacas) y ganado menor (ovejas y cabras). Schroeder (2013) reportó que mientras encontró una asociación negativa entre guanacos y ganado menor en primavera-verano, no se encontró una relación con el ganado mayor en este período. Es posible que el hecho de haber tomado a la variable de manera global (integrando todas las especies ganaderas) haya enmascarado una asociación como la previamente citada. De cualquier manera, también es importante destacar que durante los relevamientos realizados en ambas temporadas, la mayoría del ganado contado fueron vacas y caballos (2014-2015: 89,8%; 2016-2017: 83,6%). Por lo tanto, no haber encontrado una asociación entre la abundancia de *L. guanicoe* y el ganado presente en ese momento podría haber sido esperable. Por otro lado, sólo se consideraron datos de presencia/ausencia. Si la repuesta es denso-dependiente, es posible que la respuesta de *L. guanicoe* se observe a partir de cierto umbral. En este sentido, es necesario mejorar la precisión de esta variable antrópica en futuras investigaciones.

Si bien los antecedentes de efectos negativos del ganado sobre ungulados silvestres son diversos (solapamiento de dieta: Willms et al. 1980; Campbell & Johnson 1983; Thill & Martin 1989; cambios en el comportamiento: Bissonette & Steinkamp 1996; Kie 1996; Mattiello et al. 2002; Stewart et al. 2002; cambios en el uso del hábitat: Loft et al. 1991; Yeo et al. 1993), algunos trabajos indicaron poco o ningún efecto de evitación en ungulados silvestres como resultado de la presencia de ganado, tal vez atribuible a la habituación de la especie. Por ejemplo, no se detectó evitación entre ciervo mulo (*Odocoileus hemionus*) y el ganado en ambientes de pradera (Dusek 1975). Otro estudio realizado con ganado y el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en México sugirió que un área de pastoreo es más estable cuando es utilizada por dos especies herbívoras con diferentes patrones de alimentación que por una sola especie (Gallina 1993). También se han reportado fenómenos de facilitación (Anderson & Sherzinger. 1975; Young et al. 2005; Odadi et al. 2011).

Teniendo en cuenta toda la información relevada en otras especies y los diversos resultados encontrados para guanacos, surge la siguiente inquietud: Si diferentes estudios de pastoreo dan resultados tan diferentes, ¿es posible determinar si el ganado y los ungulados silvestres pueden coexistir o no como parte de un mismo sistema? Ciertamente, distintos niveles y sistemas de pastoreo pueden tener diferentes efectos sobre la calidad del forraje y la abundancia y distribución de ungulados silvestres (Chaikina & Ruckstuhl 2006) y por ello, es importante evaluar los sistemas de manera detallada e integral, a fin de poder obtener conclusiones y tomar decisiones de manejo precisas.

2.5.2 Modelos de densidad de superficie a nivel de machos

A escala de machos, fue posible ajustar modelos de densidad de superficie para los tres períodos considerados durante la época reproductiva que en general, explicaron entre un 38% y un 67% de la devianza. Los modelos elegidos incorporaron variables relacionadas con el número de hembras, las coordenadas geográficas y en algunos casos la productividad primaria. El riesgo de depredación no figuró en ninguno de los modelos finales (tabla 2.5).

Los resultados obtenidos coincidieron con la hipótesis planteada para la productividad primaria. Los machos fueron más abundantes en áreas de mayor EVI durante los tres periodos de la época reproductiva, aunque esta variable no figuró en todos los modelos finales teniendo en cuenta ambas temporadas. Es importante destacar que durante todos los muestreos realizados, la mayoría de los machos relevados fueron territoriales, ya sea solitarios o pertenecientes a grupos familiares. En este sentido, este trabajo toma más relevancia si se tienen en cuenta las características reproductivas de la especie. Como se mencionó en el Capítulo I de esta tesis, el sistema de apareamiento descrito para esta especie es poligínico en defensa de recursos (Franklin 1983), en el que el número de hembras que un macho atrae está relacionado con la cantidad y la calidad de los recursos en su territorio (Emlen & Oring 1977). Mientras que este sistema es común y ha sido ampliamente estudiado en otras especies (Greenwood 1980; Halliday 1983; Alcock 1987; Cristol 1995; Lindstrom & Seppa 1996; Dodson 1997), la poliginia en defensa de recursos ha sido menos estudiado en ungulados (Balmford et al. 1992; Carranza 1995; Young & Franklin 2004a). Por lo tanto, el estudio de las características ambientales que influyen la abundancia de machos y las características de sus territorios, podría tener implicancias para entender cuáles son los recursos importantes para esta especie, y de esta manera generar acciones que tiendan su conservación.

Otros estudios realizados en guanacos acerca de la distribución y movimientos en una población migratoria en Torres del Paine, en la Patagonia chilena, reportó que los machos de grupos familiares utilizaron sitios abiertos dominados por vegas, ambientes altamente productivos (Ortega & Franklin 1995). Por su parte, Bank et al. (2003) encontraron que los ambientes abiertos dominados por pastizales fueron más abundantes en las áreas usadas por machos solitarios y machos de grupos familiares, en el mismo sitio de estudio. Establecer territorios en áreas de buenos recursos forrajeros guarda relación con el éxito reproductivo, aunque parecería no ser el único factor de importancia. En este sitio, también se ha observado que aunque la defensa de recursos es evidente, machos ocupando territorios vecinos con condiciones de hábitat similares tuvieron distinto éxito reproductivo, y por lo tanto, otras estrategias secundarias podrían estar teniendo un rol en el resultado del éxito reproductivo

(Young & Franklin 2004c). Este tema será discutido con mayor profundidad en el Capítulo III de esta tesis.

En otras especies, también existen antecedentes acerca de la selección de machos durante la época reproductiva. Por ejemplo, un estudio acerca de la selección de hábitat de alces (*Alces alces*) en verano, indicó que los machos mostraron una fuerte selección de ambientes de alta calidad de forraje (Bjørneraas et al. 2012). Resultados similares también fueron encontrados para el muflón argal (*Ovis ammon hodgsoni*; Singh et al. 2010).

Como se mencionó anteriormente, el estudio de la selección de recursos en especies que defienden territorios no se encuentra ampliamente estudiado. En este sentido, resulta importante ampliar el conocimiento de la selección de recursos que realizan los machos de *L. guanicoe* en función de características relacionadas con el tipo de ambiente y calidad de los mismos. La mayoría de los trabajos que estudian la selección de hábitat de machos y hembras de manera separada están relacionados con estudios realizados en especies que tienen dimorfismo sexual y buscan explicar las posibles causas de la segregación sexual (Conradt et al. 1999; Kie & Terry Bowyer 1999; Bowyer 2004; Main 2008). Los resultados de esta tesis apoyaron las hipótesis planteadas acerca de la abundancia de machos en función del número y del grupo de hembras en el área. Este resultado es esperable para una especie que no posee dimorfismo sexual y en la que no se esperan que machos y hembras utilicen recursos de manera diferencial. Sin embargo, los motivos que llevan a machos y hembras a seleccionar recursos son diferentes, y por ello, sería interesante complementar la información reportada en esta tesis con la selección que realizan las hembras a lo largo de la época reproductiva.

La abundancia de machos de guanacos durante la época reproductiva también estuvo relacionada con covariables espaciales. Durante los tres periodos relevados, la abundancia relativa fue mayor en el Noreste del área de estudio (figura 2.6). Las relaciones entre estas variables espaciales y las densidades animales pueden considerarse como un punto de partida para futuras investigaciones. En particular, las coordenadas geográficas (Latitud y Longitud) carecen de un significado ecológico en sí mismo, pero pueden ser consideradas variables indicadoras de otras con mayor valor biológico, como productividad vegetal, disponibilidad de alimento, altitud, precipitaciones, temperatura, entre otras (ver Flores et al. 2018). En el caso de los resultados de esta tesis, una mayor concentración de machos en el NE del área de estudio, estaría relacionada con el establecimiento de territorios en un área de gran importancia reproductiva, como fue descrito en otros trabajos (Candia et al. 1993; Puig et al. 2001). Este sitio de la reserva La Payunia fue clasificado como *Santuario de Flora y Fauna* (SAII 2010) y los resultados de esta tesis remarcan la importancia de su protección y manejo para asegurar la reproducción de este ungulado silvestre.

Los resultados de esta tesis coinciden con otro estudio realizado en La Payunia acerca de los movimientos migratorios de guanacos, en el que observaron una mayor proporción de machos que no migraron y machos solitarios que mantuvieron territorios fuera de la época reproductiva (Bolgeri 2016). Este comportamiento también podría estar relacionado con la defensa de recursos que caracteriza a los machos de esta especie (Franklin, 1983). Desplazarse estacionalmente podría implicar para un macho adulto perder un territorio considerado óptimo y poner en riesgo la reproducción futura. En consecuencia, mantener su territorio en el

área de reproducción (sitio NE de la Reserva) podría ser una mejor estrategia para asegurar el apareamiento en guanacos, resguardando un territorio con recursos favorables para la próxima temporada estival de apareamiento, en lugar de desplazarse en busca de mejor forraje en el invierno (Bolgeri 2016). En Torres del Paine, Young & Franklin (2004a) observaron individuos machos defendiendo un territorio por varios años, sugiriendo que éstos se establecen en un territorio y lo defienden tanto tiempo como sea posible. Evidencias complementarias se manifiestan en poblaciones de venado cola blanca, donde se ha reportado que las hembras migran más que los machos (Nelson & Mech 1981; Nixon et al. 1991). Similarmente, las hembras de corzo común (*Capreolus capreolus*) en Suecia y Noruega recorren distancias más largas que los machos (Wahlstroem & Liberg 1995) y un porcentaje mayor de hembras migran (70%), mientras que los machos son principalmente sedentarios (61,5%). Estos patrones contrastantes entre sexos se relacionan con su estructura social y machos muy territoriales. Los resultados de esta tesis también parecen demostrar que la estructura social podría estar relacionada con una mayor abundancia de machos en el NE del área de estudio, y un comportamiento migratorio diferencial entre sexos de *L. guanicoe*.

En este capítulo, se analizaron cómo influyen factores ambientales y antrópicos en la abundancia de guanacos a nivel poblacional y a escala de machos a lo largo de la época reproductiva. Se utilizó información obtenida a partir de sensores remotos para estimar los valores medio y máximo de la productividad primaria en cada uno de los períodos relevados, y ha resultado ser una variable relevante para el estudio de selección de recursos de guanacos en La Payunia en ambas escalas de análisis. Esta herramienta tiene otras potenciales aplicaciones y puede servir por ejemplo, para estimar la heterogeneidad de la vegetación, que ha demostrado ser una variable relevante en otros estudios (Schroeder et al. 2013). También se destaca la importancia del riesgo de depredación como fuerza que opera y delimita la abundancia, y la importancia del uso y conservación de sitios destinados para la reproducción de esta especie.

Anexo 1

Tabla A.1: Resumen de los valores estimados del Índice de Vegetación Mejorado (EVI) durante los tres periodos considerados, tanto en temporada reproductiva 2014-2015 como 2016-2017.

Temporada	Periodo	Zona	EVI medio	Mínimo	Máximo
2014-2015	Formación de grupos	NE	0,068	0,036	0,103
		NO	0,067	0,041	0,113
	Parición-apareamiento	NE	0,086	0,059	0,121
		NO	0,073	0,049	0,116
	Post-apareamiento	NE	0,094	0,060	0,142
		NO	0,077	0,052	0,118
2016-2017	Formación de grupos	NE	0,079	0,050	0,106
		NO	0,076	0,045	0,112
	Parición-apareamiento	NE	0,110	0,079	0,166
		NO	0,117	0,076	0,179
	Post-apareamiento	NE	0,106	0,069	0,158
		NO	0,109	0,080	0,152

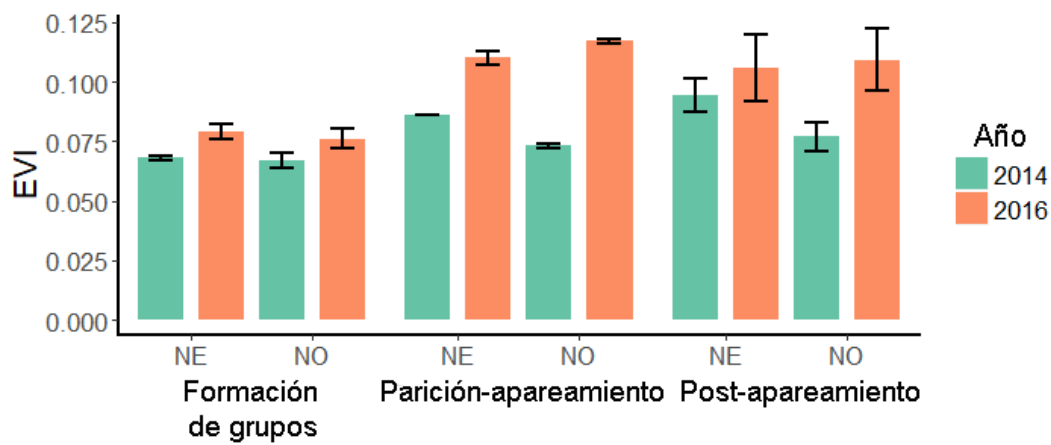


Figura A.1: Valores medios (\pm DE) del Índice de vegetación mejorado (EVI) al Noreste y Noroeste del área de estudio, considerando los tres períodos de la época reproductiva y las temporadas de muestreo.

Capítulo 3: Factores sociales y ecológicos que modulan el comportamiento agonístico en guanacos silvestres



3.1 Introducción

3.1.1 La ecología del comportamiento: El comportamiento animal desde el punto de vista evolutivo

Todos los animales interactúan con sus con-específicos en algún momento de sus vidas. Estas interacciones son el producto de mecanismos genéticos, epigenéticos, endócrinos y neuronales que, en conjunción con las condiciones ambientales, tienen un impacto sobre el fitness y evolucionan a través de la selección natural (Hofmann et al. 2014). Estos atributos son motivo de estudio de la Ecología del Comportamiento, que tiene como objetivo comprender cómo evoluciona el comportamiento en relación con las condiciones ecológicas, incluyendo tanto el entorno físico como el social (competidores, depredadores y parásitos; Davies et al. 2012).

Este marco evolutivo que caracteriza a la ecología del comportamiento ha logrado grandes avances mediante el reconocimiento de distintos niveles de análisis. Estos niveles fueron propuestos y clasificados por Niko Tinbergen (1963). En su trabajo fundacional, Tinbergen plantea cuatro preguntas o problemas que deben ser respondidos para abordar al comportamiento de una manera integradora e involucran causas próximas y causas últimas. Estos son: 1) Causa o control; 2) Desarrollo u ontogenia; 3) Valor adaptativo; y 4) Evolución. Si se toma como ejemplo la pregunta de por qué los machos de algunas especies de aves (por ejemplo, los estorninos *Sturnus vulgaris*) cantan en primavera (tomado de Davies et al. 2012), se podría responder de la siguiente manera:

1. En términos de causa, los estorninos cantan porque el aumento de la duración del día provoca cambios en sus hormonas. Estas son respuestas relacionadas con los mecanismos que hacen cantar a los estorninos.
2. En términos de desarrollo u ontogenia, los estorninos cantan porque han aprendido las canciones de sus progenitores y otros individuos a su alrededor, y tienen una disposición genética para aprender la canción de su propia especie. Estas son respuestas relacionadas con los mecanismos genéticos y de desarrollo.
3. En términos de valor adaptativo, los estorninos cantan para atraer parejas para aparearse, por lo que el canto aumenta el éxito reproductivo de los machos.
4. En términos evolutivos, esta respuesta sería sobre cómo evolucionó el canto en los estorninos de sus antepasados aviares.

Los factores causales y de desarrollo se denominan próximos porque explican cómo un individuo determinado llega a comportarse de una manera particular durante su vida. Los factores que influyen en el valor adaptativo y la evolución se denominan últimos porque explican por qué y cómo ha evolucionado el comportamiento (Davies et al. 2012).

El comportamiento social en particular se presta a este enfoque integrador no sólo porque atrae la atención de muchas disciplinas sino también porque incluso muchos comportamientos comúnmente considerados no sociales a menudo ocurren en un contexto social (Hofmann et al. 2014). El comportamiento social también es especial porque los agentes selectivos son otros miembros de la misma especie, y esto resulta en una dinámica evolutiva intrigante (Hofmann et al. 2014).

El objetivo de la ecología del comportamiento es tratar de comprender cómo el comportamiento de un animal se encuentra adaptado al entorno en el que vive (Davies et al. 2012). El término adaptación se refiere a los cambios producidos durante la evolución por el proceso de selección natural. En su teoría de la selección natural, publicada en *El origen de las especies* (Darwin 1859), establece que los individuos son variables (difieren entre sí en su morfología, fisiología y comportamiento) y que parte de esta variación es heredable. Además, establece que entre los individuos existe una competencia por recursos escasos (alimento, pareja, refugio) y que como resultado de esta competencia, algunas variantes dejan más descendencia que otras. Esta descendencia hereda algunas características de sus progenitores, y por lo tanto, a través de la selección natural a lo largo de las generaciones, los organismos presentarán adaptaciones a su entorno.

Actualmente, la concepción moderna de la teoría de la selección natural es en términos de genes (Davies et al. 2012). De esta manera, pueden replantearse los postulados de la teoría de Darwin en términos genéticos de la siguiente manera:

- (1) Todos los organismos tienen genes que codifican proteínas. Estas proteínas regulan el desarrollo del sistema nervioso, los músculos y la estructura del individuo, influyendo así en su comportamiento.
- (2) Dentro de una población, muchos genes están presentes en dos o más formas, o alelos, que codifican formas ligeramente diferentes de la misma proteína o determinan cuándo, dónde y cuánto de la proteína se expresa. Esto causará diferencias en el desarrollo y la función, y por lo tanto existirá variación dentro de una población.
- (3) Cualquier alelo que resulte en más copias sobrevivientes de sí mismo que su alternativa eventualmente reemplazará la forma alternativa en la población.

La selección natural sólo puede actuar sobre diferencias genéticas, por lo tanto, para que el comportamiento evolucione debe haber, o haber existido en el pasado, alternativas de comportamiento en la población. Además, las diferencias deben ser, o haber sido, hereditarias; en otras palabras, una parte de la variación debe ser de origen genético; y por último, algunas alternativas del comportamiento deben conferir un mayor éxito reproductivo que otras (Davies et al. 2012).

La selección sexual

A pesar de vivir en el mismo ambiente y de estar sometidos a las mismas presiones ambientales de selección, los machos y las hembras de poblaciones naturales pueden diferir en morfología y conducta (Clutton-Brock et al. 1982). Existe una amplia variedad de rasgos que normalmente están más desarrollados en los machos y que es poco probable que contribuyan a la supervivencia (Clutton-Brock et al. 1982; Clutton-Brock 2017). Darwin (1871) argumentó que estas estructuras no podían ser esenciales para la supervivencia, de lo contrario, seguramente las hembras también los tendrían. En cambio, propuso que estos rasgos habían evolucionado simplemente porque resultaban una ventaja en la competencia por la pareja, un proceso que él llamó Selección Sexual. Darwin (1871) explica los rasgos que caracterizan a los machos como las consecuencias evolutivas que aumentan las oportunidades para la lucha o incrementan la capacidad para atraer hembras y diferencia a la selección sexual de la selección natural en que depende del éxito de ciertos individuos sobre otros del mismo sexo, a diferencia de la selección natural que depende del “éxito de los individuos de los dos sexos en

todas las edades en relación a las condiciones generales de vida". Darwin reconoció que la intensa competencia reproductiva entre machos (y los caracteres sexuales secundarios asociados a ella) estaba relacionada con la evolución de los sistemas de reproducción poligínicos (Clutton-Brock 2017), lo cual ha sido confirmado posteriormente por una serie de análisis comparativos que demuestran asociaciones entre la distribución del dimorfismo sexual y los sistemas de reproducción promiscuos, poligínicos o poliándricos, tanto en mamíferos (Clutton-Brock 1977; Harvey et al. 1978; Alexander et al. 1979; Lindenfors et al. 2007; T. 2016) como en muchos otros organismos (Fairbairn et al. 2007).

Años después, los diferentes efectos de la tasa de apareamiento sobre el éxito reproductivo de los dos sexos fueron demostrados por Bateman (1948), con experimentos sobre *Drosophila*. La asimetría en la inversión parental, y la consiguiente diferencia en el potencial reproductivo de los dos sexos, tiene consecuencias de gran alcance para el comportamiento sexual. Cuando las hembras invierten más en cada descendencia que los machos, el cortejo y el comportamiento de apareamiento de los machos se orienta en gran medida a competir por la inversión de las hembras y a explotarlas, mientras que se espera que las hembras elijan a los machos que ofrezcan los mejores recursos o genes.

Trivers (1972) fue el primero en reconocer de manera explícita el vínculo entre las diferencias de sexo en inversión en recursos para gametas y otras formas de cuidado (inversión parental), y la competencia sexual. Él expresó: "Cuando un sexo invierte considerablemente más que el otro, los miembros de este último competirán entre sí para aparearse con los miembros del primero". Es decir, el sexo con la menor inversión parental (en general los machos) tiene una mayor tasa potencial de reproducción (Clutton-Brock & Parker 1992). Por lo tanto, en general, un macho puede fertilizar gametas a un ritmo mucho más rápido de lo que una hembra puede producirlos.

La teoría de la selección sexual ha avanzado con los años, incorporando aspectos relacionados con la elección de las hembras y de los machos en distintos contextos, la competencia espermática y el conflicto sexual (Davies et al. 2012).

3.1.2 La sociabilidad en el mundo animal

En la naturaleza, el tipo de organización social de una especie, como el grado de complejidad entre las relaciones individuales, está determinado por distintos tipos de factores, como el hábito alimenticio, el sistema de reproducción, la estacionalidad en el clima, la disponibilidad del recurso forrajero y la abundancia del principal depredador (Wilson 1975). La organización social de las distintas especies de mamíferos varía notablemente desde la vida solitaria, donde las interacciones ocurren sólo entre machos y hembras durante el apareamiento y entre madres y crías, previo a la independencia de ellas; hasta sociedades complejas que implican la división del trabajo y jerarquías sociales. Dentro de una especie, los individuos pueden variar en la organización social, ya sea temporalmente dentro de la misma población o espacialmente a través de las poblaciones (Lott 1991). Muchos investigadores han profundizado en esta temática y han descrito tal diversidad en varios taxones, incluyendo primates (Clutton-Brock 1974; Clutton-Brock & Harvey 1977; Kappeler & Van Schaik 2002), ungulados (Jarman 1974; Gersick & Rubenstein 2017), carnívoros (Macdonald 1983; Bekoff et al. 1984; Gittleman 1989), marsupiales (Fisher & Owens 2000) y cetáceos (Mann et al. 2002). Los grupos sociales pueden consistir en individuos emparentados o no, también pueden

coexistir a lo largo de varias escalas temporales (por ejemplo, en un parche de recursos durante un corto periodo de tiempo, por temporadas, o durante muchos años), y pueden exhibir una amplia gama de estructuras sociales y espaciales (Earley & Dugatkin 2010).

La agregación e interacción entre individuos están asociados con ventajas adaptativas (tabla 3.1), tales como una disminución en el riesgo de depredación, estrategias de forrajeo, la existencia de cooperación entre individuos y un aumento en la probabilidad de apareamiento y éxito reproductivo, entre otros (Krebs & Davies 1993; Ebensperger 2001; Krause & Ruxton 2002; Ebensperger & Blumstein 2006; Earley & Dugatkin 2010; Taraborelli et al. 2012). Sin embargo, a pesar de los numerosos beneficios que posee la vida en grupos, también existen costos asociados, por ejemplo, con la mantención de grupos bajo condiciones ambientales restringidas y una distribución de recursos crítica (Emlen 1982; Goldberg et al. 2001; Johnson et al. 2002), un aumento en la transmisión de enfermedades y parásitos, competencia e infanticidio, entre otros (Caro 1989; Goldberg et al. 2001; Earley & Dugatkin 2010). Además, los beneficios y costos de la vida en grupos no se distribuyen de manera equitativa entre los miembros de los grupos. Generalmente, algunos individuos (animales dominantes) monopolizan la mayor parte de la reproducción, habitan en áreas más seguras dentro del grupo, u ocupan posiciones de búsqueda de alimento más óptimas que otros (generalmente los subordinados). Estos tipos de asimetrías relacionadas con el fitness son frecuentes en los grupos sociales e implican que los beneficios que proporciona la vida en grupos en las circunstancias ambientales superan los costos, incluso para los miembros que experimentan menos beneficios, y que debe haber un conjunto de reglas que rijan qué clase de estatus u otra función de ese tipo adquiere un animal determinado (por ejemplo, ayudante o criador, Earley & Dugatkin 2010).

En particular, los ungulados son considerados un buen modelo para los estudios de sociabilidad, debido a la cantidad de especies existentes (450 agrupadas en 2 grandes órdenes y 11 familias; Groves & Grubb 2011) y a la fuerte tendencia a la formación de grupos. La gran mayoría forman grupos o harenes en los cuales existen roles establecidos en los individuos (Familias: Equidae, Tayassuidae, Camelidae, Antilocapridae, Elephantidae), también hay familias que tienen especies que pertenecen a una u otra clasificación (Familia: Rhinocerotidae, Suidae, Hippopotamidae, Cervidae, Giraffidae, Wilson 1975). Sin embargo, hay ungulados que son estrictamente solitarios (individuos solos o de a pares) y con escasa interacción social (Familia Tragulidae; Tapiridae).

Tabla 3.1: Resumen de algunos de los beneficios de la vida en grupos. Tomado y adaptado de (Earley & Dugatkin 2010)

Tipo de comportamiento	Descripción de los beneficios	Referencia
Detección colectiva	La vigilancia individual en un grupo (la búsqueda de depredadores) aumenta significativamente la probabilidad de detectar depredadores	Pulliam 1973
Defensa colectiva	Los miembros del grupo se unen para disuadir al depredador de un ataque	Alexander 1974
Efecto confusión	A medida que aumenta el tamaño del grupo de presas, a los depredadores les resulta más difícil identificar y capturar presas individuales; a menudo, aunque no siempre, se asocian con actividades coordinadas de las presas	Miller 1992
Comportamiento cooperativo		
1. Inspección de depredadores	Acumulación de información beneficiosa acerca de los depredadores	Pitcher et al. 1986
2. Caza/ forrajeo cooperativo	Capturar presas que serían inalcanzables para los animales solitarios.	Packer & Ruttan 1988
3. Cuidado de los jóvenes/cría cooperativa	Beneficios en el fitness en grupos emparentados; experiencia; refugio seguro cuando los recursos son limitados y los territorios dispersos	Emlen 1982
4. Acicalamiento	Reducción en la carga parasitaria	Connor 1995b
Transferencia de información	Mejora en la eficiencia de forrajeo; aprendizaje social sobre el alimento, depredadores, rutas migratorias, etc.	Ward & Zahavi 1973
Termorregulación social	Conservación de la energía; mantenimiento de la temperatura corporal	Armitage 1999

3.1.3 La plasticidad del comportamiento social

Lejos de ser un atributo estático de las especies, el comportamiento social puede mostrar variaciones en función a distintos atributos y condicionamientos ambientales (Earley & Dugatkin 2010; Gersick & Rubenstein 2017). Por ejemplo, poblaciones de chacales (*Canis aureus*) pueden formar grupos de alrededor de 20 individuos en ambientes donde el alimento es abundante, mientras que en áreas donde el alimento es escaso, esta especie forma parejas monógamas (Macdonald 1979). Esta variación en las características comportamentales de las especies puede ser enmarcada como un tipo de plasticidad fenotípica. La definición más amplia y más comúnmente utilizada de plasticidad fenotípica es la capacidad de un

determinado genotipo para producir fenotipos diferentes en respuesta a diferentes condiciones ambientales (Earley & Dugatkin 2010). La plasticidad fenotípica es un atributo presente en todos los organismos (West-Eberhard 2003), y la plasticidad adaptativa en el comportamiento proporciona algunos de los ejemplos más llamativos de cómo los animales se adaptan a diversas condiciones ambientales. De hecho, muchos de los temas principales de la ecología del comportamiento se refieren a rasgos que exhiben plasticidad, incluyendo el aprendizaje y la cultura, las estrategias dependientes de la condición, el forrajeo óptimo, la selección de hábitat, la evitación de depredadores, las estrategias de apareamiento, la agresión y la cooperación (Wcislo 1989; Komers 1997; Carroll & Corneli 1999; Stamps 2003; West-Eberhard 2003; Earley & Dugatkin 2010).

Dado el amplio rango de respuestas que pueden enmarcarse dentro de la plasticidad fenotípica, Piersma & Drent (2003) sugirieron una distinción entre la plasticidad comportamental del desarrollo (variación conductual irreversible dependiente de las señales ambientales presentes durante el desarrollo) y la flexibilidad comportamental (variabilidad conductual reversible dependiente de las señales ambientales del momento). Por ejemplo, la flexibilidad comportamental en el comportamiento sexual puede ocurrir cuando es ajustado en función a condiciones sociales y ambientales, tal como podría ser un ajuste en las tácticas de los comportamientos reproductivos de los machos con la disponibilidad de hembras (Carroll & Corneli 1999).

Debido a que las características abióticas y bióticas de los ambientes varían temporal y espacialmente en formas tanto predecibles (cambios diarios o estacionales en la temperatura, distribución de hábitat de alta o baja calidad) como impredecibles (un ataque sorpresa de un depredador, la pérdida repentina de hábitat, tormentas severas, disturbios humanos), la plasticidad comportamental es típicamente una de las primeras maneras en que los organismos tratan con dicha variación ambiental (Wcislo 1989; Huey et al. 2003; West-Eberhard 2003). Por lo tanto, puede desempeñar un papel importante en la amortiguación de la heterogeneidad ambiental al permitir que los individuos sobrevivan y persistan en entornos cambiantes o novedosos (Baldwin 1986; Robinson & Dukas 1999; Price 2006).

Muchos estudios han demostrado que las condiciones ambientales influyen el tipo de organización social (Lacey 2000; Ebensperger 2001; Schradin & Pillay 2005) y que esto varía dentro de la misma especie en respuesta a diferentes ambientes (Lott 1984; Maher 2000; Taraborelli & Moreno 2009; Bro-Jørgensen 2011; White et al. 2012). Entre los diversos ejemplos que existen en ungulados, uno de ellos es el caso de la variación intraespecífica en la estructura social de la población de caballos salvajes (*Equus caballus*) en una isla en Carolina del Norte, Estados Unidos (Gersick & Rubenstein 2017). Esta especie ha respondido a las condiciones variables en ambos extremos de la isla, modificando su comportamiento social. En la zona donde los recursos se encuentran distribuidos homogéneamente, las hembras forman agrupaciones estables de largo plazo y los machos defienden a las hembras, y en algunos casos, territorios. Por el contrario, en la zona donde los recursos están distribuidos en parches discretos, el tamaño de los grupos y su débil persistencia se rige por el tamaño de los parches de pastoreo, y los machos buscan oportunidades de apareamiento a corto plazo con hembras en celo (Gersick & Rubenstein 2017). Otro ejemplo de esta plasticidad se presenta en el antílope africano (*Ourebia ourebi*). En esta especie, se han descrito cambios en el movimiento

y el tamaño de grupo de las hembras, y el comportamiento territorial en machos, en función de la variación en la estructura del hábitat, la presión de depredación y la calidad y cantidad del alimento en la que se encuentran distintas subpoblaciones (Brashares & Arcese 2002).

Entre los camélidos sudamericanos, también se pueden encontrar algunos ejemplos en la variación de la estructura social. Por ejemplo, un estudio reciente realizado en vicuñas reportó que la organización social en esta especie es mucho más dinámica que lo previamente descrito, y que las hembras pueden adoptar dos estrategias diferentes: permanecer con un macho con un rango de acción amplio o cambiar entre grupos familiares y machos que defienden áreas pequeñas (Arzamendia et al. 2018). En guanacos, también se han reportado diferencias en la organización social entre poblaciones migratorias y sedentarias. En el primer caso, los grupos familiares se encuentran claramente conformados durante la época reproductiva, y luego se juntan en grupos mixtos para trasladarse al área donde pasarán el invierno, mientras que en el segundo caso, los grupos familiares permanecen en un territorio defendido por un macho durante todo el año (Franklin 1983). En este ungulado, también se han encontrado diferencias en el tamaño de grupo en distintos grupos sociales, en dos poblaciones sometidas a diferente presión de depredación y con distintas características ambientales (Marino & Baldi 2014). En este estudio, se observó que el tamaño de grupos familiares fue mayor en áreas de mayor riesgo de depredación, mientras que el tamaño de grupo de individuos solteros no se vio afectado por esta variable. Además, el tamaño de los grupos familiares fue mayor en ambientes más abiertos como los pastizales, que en arbustales (Marino & Baldi 2014).

3.1.4 El comportamiento agonístico

Como se mencionó en la sección anterior, en cualquier tipo de configuración de hábitat, el comportamiento y la fisiología deben ser regulados para maximizar el fitness en respuesta a ambientes cambiantes (Wingfield et al. 2006). En este sentido, los individuos deben ser capaces de anticipar eventos predecibles en el ambiente, y también, responder a eventos impredecibles (Wingfield 1988; Wingfield & Kenagy 1991; Wingfield et al. 1992, 1993). Estos ajustes requieren diferentes grados de flexibilidad fisiológica y comportamental dependiendo de la magnitud de los cambios en el entorno (Piersma & Drent 2003). La flexibilidad comportamental es particularmente importante y un ejemplo clave de ello es la agresión, especialmente para mantener un territorio, defender recursos específicos o mantener el estatus social dentro de un grupo para el acceso a los recursos (Wingfield et al. 2006).

La agresión es un comportamiento social complejo que evolucionó en el contexto de la defensa u obtención de recursos (ya sea alimento o hembras) y se ha definido como un comportamiento que puede implicar daño físico a otro individuo (Nelson 2006). La posibilidad de encuentros agresivos existe cuando los intereses de dos o más individuos entran en conflicto. Es más probable que surjan conflictos por recursos limitados, incluyendo territorios, alimentos y parejas (Lucherini 1996; Nelson 2006). En los vertebrados, estos comportamientos pueden expresarse de muchas maneras diferentes dependiendo de la especie, tales como señales acústicas, visuales, químicas, táctiles y vibratorias (Wingfield et al. 1994b, 2006). En la literatura, existen distintas maneras de clasificar al comportamiento agonístico (Moyer 1968; Brain 1979). Una de ellas es la adaptación de Wingfield et al. (2006) a la clasificación realizada por Moyer (1968). Los autores dividen a este comportamiento en siete tipos

diferentes, entre las que pueden destacarse la agresión espacial o territorialidad, la agresión por dominación y la agresión sexual (adquisición y vigilancia de la pareja).

Las interacciones agresivas también puede ser clasificadas según si son defensivas u ofensivas (Brain 1979). Estas interacciones se encuentran resumidas en la figura 3.1. Por ejemplo, las estrategias defensivas comienzan con una advertencia o transmisión del estatus social. Si un intruso persiste, entonces las amenazas pueden ser expresadas, aumentando en intensidad hasta que el intruso se vaya. Si esto no ocurre, el siguiente nivel puede ser un ataque, seguido a menudo de una persecución. Si en este punto el intruso aún no se va, entonces puede seguir una pelea con contacto físico, o bien, el defensor puede someterse y retirarse. En el modo ofensivo, un individuo percibe una oportunidad de adquirir un recurso y luego amenaza a otros individuos que se encuentran defendiendo ese recurso. Esto continúa con una cascada similar de eventos que pueden escalar a peleas y persecuciones con el resultado de una victoria (adquirir el recurso) o una derrota (Wingfield et al. 2006).

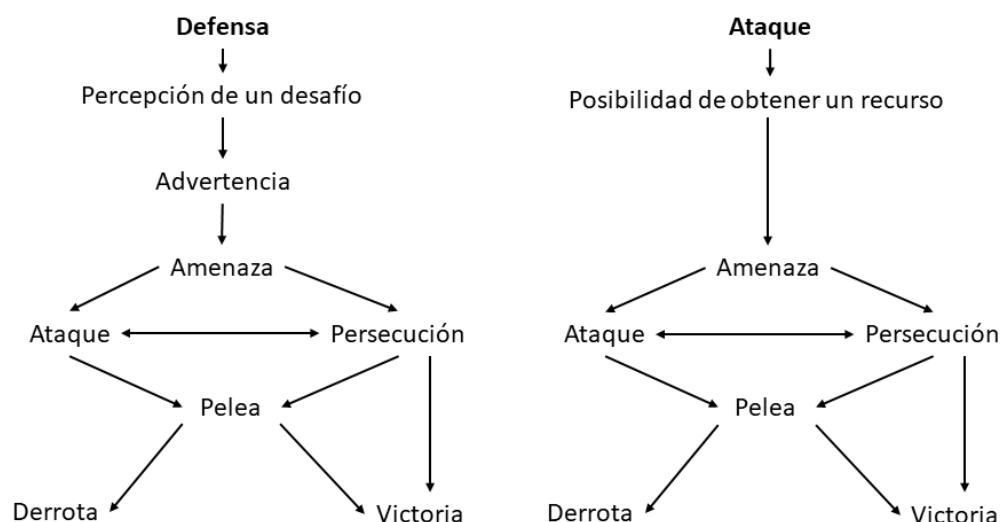


Figura 3.1: Un posible diagrama de flujo de interacciones agresivas. Tomado de Nelson (2006). En el modo defensivo, se percibe un competidor potencial y si se considera serio, se puede dar una señal de advertencia. Si el intruso no se aleja, puede haber una amenaza. En este punto, puede ocurrir una escalada de la interacción, con interacciones complejas de persecuciones, ataques y peleas. Esto resulta en una victoria o una derrota. En el modo ofensivo, la percepción de una oportunidad de adquirir un recurso resulta en una amenaza y luego una escalada similar de eventos resulta en ganar el recurso o la derrota.

Los factores ecológicos como son los cambios estacionales, los ritmos diurnos, la disponibilidad y la distribución de los recursos influyen en el desarrollo de interacciones agresivas (Bouissou 1983; Briffa & Sneddon 2010). En un contexto estacional, el comportamiento de un animal está determinado por las variables fisiológicas subyacentes y ecológicas para permitirle tomar decisiones óptimas con respecto a cuánta energía invertir en la agresión, la cual puede ser mediada por cambios motivacionales (McNamara & Houston 2008). Por lo tanto, la agresividad puede fluctuar con el tiempo y esto afectará la toma de decisiones durante las interacciones agresivas (Bouissou 1983; Briffa & Sneddon 2010).

Las interacciones agresivas entre machos son más comúnmente observadas en sistemas de apareamiento poligínicos, en donde los machos compiten por hembras o por los recursos que atraen a las hembras (Emlen & Oring 1977; Miller 2013). En el primer caso, pueden mencionarse los estudios realizados en el alce de Alaska (*Alces alces*; Bowyer et al. 2011), la cabra salvaje (*Capra Ibex*; Willisch & Neuhaus 2010; Willisch et al. 2012) y el ciervo colorado (Clutton-Brock et al. 1982), entre otros. La mayoría de los estudios en especies de ungulados territoriales, se basan solamente en una descripción detallada de los distintos tipos de comportamientos observados, por ejemplo en el antílope (*Kobus kob*; Fryxell 1987), el antílope americano (*Antilocapra americana*; Kitchen 1974; Bromley 1991) y el ñu (*Connochaetes taurinus*; Estes 1969). Otro estudio realizado por Blank & Yang (2014) en gacelas (*gazella subgutturosa guld*), describe distintos repertorios del comportamiento agonístico entre machos territoriales y no territoriales. Wronski et al. (2006), realizaron una descripción detallada del repertorio de comportamientos agonísticos presentes en el antílope jeroglífico (*Tragelaphus scriptus*), tanto en machos como en hembras, identificando comportamientos con distintos niveles de agresión.

Entre los camélidos sudamericanos, tanto en guanacos como en vicuñas, se han logrado avances en el estudio de las interacciones agresivas y la territorialidad (Jurgensen 1985; Wilson & Franklin 1985; Vilá 1992; Lucherini 1996; Young & Franklin 2004c; Marino 2010, 2012), aunque en general, estos trabajos han sido descriptivos y sólo algunos han profundizado en los factores que modulan estas interacciones. El comportamiento agonístico en ambas especies alcanza su punto máximo durante la temporada reproductiva (Jurgensen 1985; Wilson & Franklin 1985; Vilá 1992) y puede manifestarse de diferentes maneras según el grupo social (Wilson & Franklin 1985; Vilá 1992; Lucherini 1996). En vicuñas, se observó que los machos territoriales iniciaron más encuentros agonísticos que los que recibieron de individuos de otras unidades sociales (solteros y hembras), y éstos fueron hacia otros machos territoriales, machos solteros y hembras, con distinta frecuencia y nivel de agresión (Vilá 1992). En guanacos, un estudio realizado por Wilson & Franklin (1985) en el Parque Nacional Torres del Paine acerca de la dinámica de las interacciones agresivas en grupos de machos, reportó que los individuos de mayor edad fueron más agresivos que individuos más jóvenes, iniciando más amenazas y recibiendo menos. Además, estos autores describieron que el comportamiento agresivo más común entre machos consistió en interacciones indirectas, bajando las orejas (ver anexo 2: Etograma). Por su parte, Lucherini (1996) observó que tanto en vicuñas como en guanacos, los grupos familiares tuvieron tasas más altas de interacciones agonísticas que los grupos de solteros y estuvieron frecuentemente involucrados en encuentros agresivos, mientras que los grupos de solteros mostraron las tendencias opuestas. Además, observó que el comportamiento de los machos solitarios mostró la principal diferencia entre las dos especies. Los machos solitarios de guanaco tuvieron una actitud mucho más agresiva que los machos de vicuña y la proporción de estos comportamientos en la población de guanacos también fue mayor, sugiriendo que el comportamiento de los machos solitarios es adoptado por un gran número de machos adultos en un intento por reproducirse.

Existen pocos antecedentes acerca de los diferentes factores que modulan el comportamiento agonístico. Entre ellos, puede destacarse un trabajo realizado por Marino (2010), en el que analiza los costos y beneficios de la vida en grupos entre hembras de guanacos que habitan en condiciones ambientales contrastantes. En este estudio, se observó

que la tasa de agresión intra-grupo aumentó con el número de adultos en el grupo, y además, esta variable fue significativamente mayor en ambientes de arbustales (al menos 20% de cobertura de arbustos), independiente del riesgo de depredación, sugiriendo que una distribución heterogénea de la vegetación podría aumentar el nivel de competencia. Por último, Marino (2012) también evaluó el grado de esfuerzo dedicado a interacciones agresivas por parte de machos de guanacos (territoriales y solteros) y cómo esta variable se vio afectada por el riesgo de depredación en dos poblaciones sedentarias de Patagonia. En su estudio, la autora reportó que los machos territoriales realizaron encuentros agresivos más frecuentemente y con mayor nivel de agresión que los solteros, independientemente del riesgo de depredación.

3.1.5 Dinámica de los sistemas de apareamiento

Tal como fue introducido en el Capítulo I de esta tesis, los sistemas de apareamiento pueden mostrar plasticidad y pueden variar en función de características ecológicas, la distribución espacial de parejas y recursos, la variabilidad temporal en la receptividad de las parejas, el cuidado de los padres, las diferencias de sexo en el ciclo vital, la proporción de sexos y la disponibilidad de parejas y la selección sexual (figura 3.2; Emlen & Oring 1977; Klug 2011). En este sentido, las especies de ungulados proveen una muy buena oportunidad para estudiar la evolución de estos sistemas (Bro-Jørgensen 2011; Klug 2011). Diferentes sistemas de apareamiento pueden surgir, dependiendo de dos factores: 1) la dispersión de machos y hembras en el espacio y el tiempo; 2) patrones de deserción por ambos sexos (que dependerán de los costos y beneficios del cuidado de los padres (Davies et al. 2012). En su revisión, Bro-Jørgensen (2011) indica que la teoría de los sistemas de apareamiento tradicionales propone que, en ausencia de cuidados paternos, la estrategia de apareamiento adoptada por los ungulados machos depende de la capacidad de defensa de las áreas de distribución de las hembras, así como del tamaño y la estabilidad de los grupos de hembras (Gosling 1986; Clutton-Brock 1989a). Cuando las hembras se encuentran previsiblemente dentro de rangos limitados, la opción más favorable para los machos es defender territorios individuales contra otros machos. Estos territorios pueden abarcar todo el área de distribución de las hembras, o sólo el área de distribución dentro de la cual las hembras se encuentran predeciblemente durante la estación reproductiva (Estes 1991). A menudo, los territorios se basan en la defensa de recursos. La defensa del territorio deja de ser económica cuando las áreas de acción de las hembras son grandes y sus movimientos, impredecibles. Bajo estas circunstancias, los machos cambian de estrategia y defienden directamente a las hembras receptivas (Gosling 1986). En este último caso, la estrategia de apareamiento de los machos depende además del tamaño y la estabilidad de los grupos de hembras. Cuando los grupos de hembras son estables y de tamaño moderado, un solo macho típicamente defenderá a todo el grupo contra otros machos. En los casos en que los grupos de hembras son inestables e irregulares en grandes áreas, como en el caso de muchas especies migratorias, se pueden observar estrategias de apareamiento transitorias, incluyendo harenes temporales y territorios de apareamiento, por ejemplo, en renos (*Rangifer tarandus*; Espmark 1964), ñues (Watson 1969) y en poblaciones migratorias de guanacos (Franklin 1983; Ortega & Franklin 1995).

En contraste con lo anteriormente mencionado, en algunos casos los machos se agregan en grupos y cada individuo defiende un pequeño territorio reproductivo que no contiene recursos de alto valor. Los machos ponen mucho esfuerzo en la defensa de sus territorios y se

anuncian a las hembras con exhibiciones visuales, acústicas u olfativas elaboradas. En estos sistemas de apareamiento, conocidos como leks, las hembras a menudo visitan a varios machos antes de copular y parecen ser muy selectivas en su elección de pareja. El éxito en el apareamiento está fuertemente sesgado, con la mayoría de los apareamientos realizados por una pequeña proporción de machos en el lek (Davies et al. 2012). Este sistema de apareamiento ha sido descrito para algunas especies de ungulados, como el ciervo colorado y algunas especies de antílopes (Gosling 1986; Clutton-Brock et al. 1988; Adamczak & Dunbar 2008).

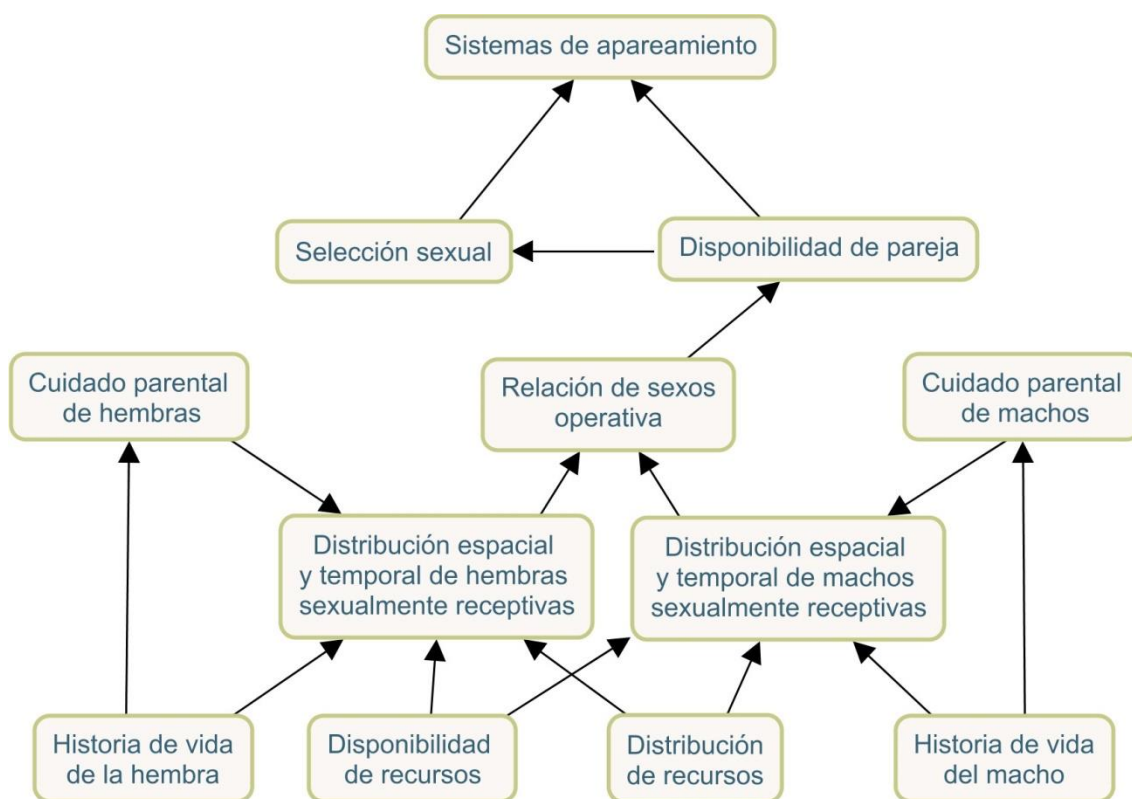


Figura 3.2: Numerosos factores afectan la dinámica del sistema de apareamiento. Adaptado de Klug (2011). Se muestran algunos de los factores que determinan los sistemas de apareamiento animal. Esta lista no es exhaustiva, y determinar cómo cada uno de estos factores influye en la dinámica del sistema de apareamiento es el enfoque de la investigación actual en ecología evolutiva.

También se han demostrado diferencias intraespecíficas en las estrategias de machos entre poblaciones (Isvaran 2005). Por ejemplo, en el oribi (*Ourebia ourebi*), los machos defienden territorios sólo cuando las áreas de distribución de las hembras son pequeñas y pasan a ser defender hembras cuando las áreas de distribución de las hembras son grandes (Brashares & Arcese 2002). Carranza et al. (1995) provocaron experimentalmente que los machos de ciervo colorado pasaran de la defensa de hembras a la defensa de los recursos, introduciendo recursos defendibles en un entorno de escasos recursos. A pesar de estas reglas generales, la competencia entre machos no necesariamente hace que todos los individuos dentro de una población usen la misma táctica de apareamiento. Los fenotipos de

apareamiento polimórficos, también conocidos como estrategias reproductivas alternativas, se expresan generalmente entre los machos, dependiendo de su estatus y capacidad competitiva (Isvaran 2005; Earley & Dugatkin 2010). Estas variaciones se pueden encontrar tanto dentro de una población como entre ellas como consecuencia del ajuste adaptativo de la conducta individual a las diferencias en el comportamiento social y las condiciones ambientales (Rubenstein 1980; Dunbar 1982; Lott 1984, 1991; Clutton-Brock 1989a).

Un caso bien documentado acerca de la coexistencia de distintas estrategias reproductivas ocurre en el ciervo dama (*Dama dama*; Thirgood et al. 1999). Esta especie puede adoptar estrategias no territoriales, como la defensa de hembras, estrategias territoriales individuales (temporales o permanentes) y estrategias territoriales agrupadas, como los leks (figura 3.3; Thirgood et al. 1999). Existe gran variación entre poblaciones de este cérvido, en la importancia relativa de las distintas estrategias adoptadas y el grado en que las cópulas se encuentran distribuidas entre machos con distintas estrategias. Mientras que en algunas poblaciones predomina por ejemplo, la defensa de leks (Clutton-Brock et al. 1988) en otras se pueden encontrar distintas estrategias combinadas (Clutton-Brock et al. 1988; Thirgood 1990). En esta especie, también se ha reportado el cambio de estrategias en un solo macho, en función de las condiciones sociales y ambientales (Thirgood 1991).

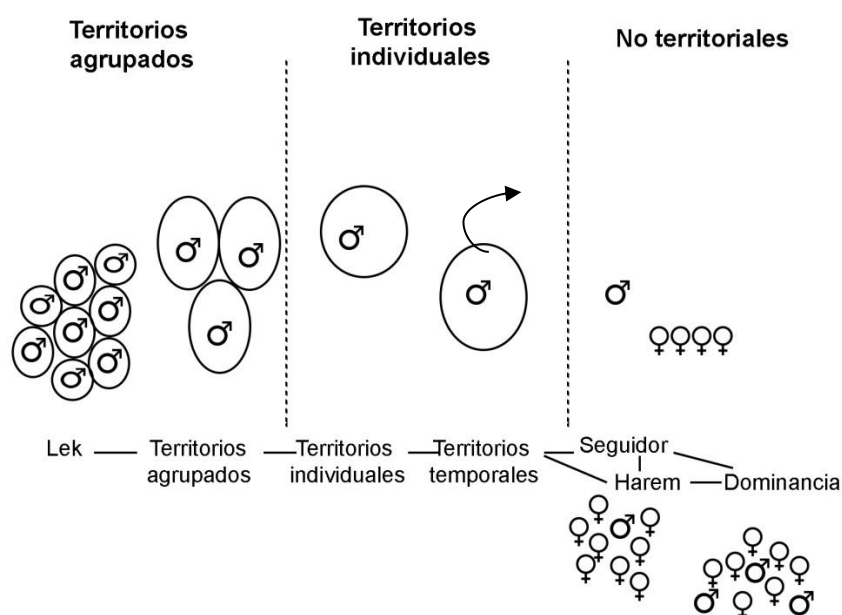


Figura 3.3: Esquema de la diversidad de estrategias reproductivas. Tomado de Thirgood et al. (1999)

Algunos autores sugieren que la adopción de estrategias de tipo lek en ungulados ha evolucionado como una estrategia en circunstancias en las que los machos no pueden defender hembras, o bien, recursos (Clutton-Brock et al. 1993; Deutsch 1994; Nefdt & Thirgood 1997). La mayoría de las poblaciones que adquieren este tipo de estrategias comparten tres características (Clutton-Brock et al., 1993): 1) habitan ambientes donde los recursos son espacialmente impredecibles y las hembras tienen grande áreas de acción; 2) los grupos de hembras son grandes y laxos; y 3) las poblaciones tienen altas densidades.

Los costos de los machos en el ciervo dama son altos en términos de tasas de interacciones agonísticas, pero son compensados por tasas de apareamiento más altas que las

de otros machos que adoptan estrategias alternativas (Thirgood et al. 1999). Existen distintos argumentos acerca de los beneficios para las hembras que se aparean en los leks, entre los que se pueden incluir la oportunidad de elegir machos particulares que les proporcionen descendencia de buena calidad. Por otro lado, las hembras obtendrían beneficios directos del apareamiento en leks en términos de reducción del acoso de los machos no territoriales. La variación intraespecífica en las estrategias de apareamiento del ciervo dama y los factores ecológicos que influyen se encuentran muy bien comprendidos, por lo tanto, se la considera como una especie modelo para investigar las interacciones entre los sistemas de apareamiento y la ecología (Thirgood et al. 1999).

Hasta el momento, solo se encuentra descripta una sola estrategia reproductiva en guanacos, la poliginia en defensa de recursos (Franklin 1983). Sin embargo, la experiencia de campo en La Payunia podría sugerir una plasticidad mayor en esta población. En este capítulo, se intentará profundizar un poco más acerca de este tópico, que tan importante es para el éxito reproductivo de la especie.

3.2 Objetivos, hipótesis y predicciones

Los objetivos específicos del presente capítulo son los siguientes:

1. Estudiar la relación entre el comportamiento agonístico y los factores ecológicos y sociales durante la época reproductiva en una población migratoria de guanacos silvestres

Hipótesis y predicciones del objetivo específico 1

H1A: El comportamiento agonístico es mayor en el pico de la época reproductiva (parición-apareamiento).

P1A_1: La probabilidad de presencia de comportamientos agonísticos será mayor en el pico de la época reproductiva.

P1A_2: La frecuencia, o bien la duración, de comportamientos agonísticos será mayor en el pico de la época reproductiva.

H1B: El comportamiento agonístico es mayor en machos dominantes de grupos familiares que en machos de otros grupos sociales.

P1B_1: La probabilidad de presencia de comportamientos agonísticos será mayor en machos pertenecientes a grupos familiares.

P1B_2: La frecuencia, o bien la duración, de comportamientos agonísticos será mayor en machos dominantes de grupos familiares.

H1C: El comportamiento agonístico es mayor en machos que ocupan territorios de mayor calidad del forraje y productividad primaria de la vegetación.

P1C_1: La probabilidad de presencia de comportamientos agonísticos será mayor en machos que ocupen territorios con mayor calidad de forraje, estimada a partir del porcentaje de nitrógeno y la relación carbono/nitrógeno.

P1C_2: La probabilidad de presencia de comportamientos agonísticos será mayor en machos que ocupen territorios de mayor productividad primaria, estimada a partir de los valores de EVI.

P1C_3: La frecuencia, o bien la duración, de comportamientos agonísticos será mayor en machos que ocupen territorios con mayor calidad de forraje, estimada a partir del porcentaje de nitrógeno y la relación carbono/nitrógeno.

P2C_4: La frecuencia o bien la duración de comportamientos agonísticos será mayor en machos que ocupen territorios de mayor productividad primaria estimada a partir de los valores de EVI.

2. Estudiar la relación entre los niveles de agresión del comportamiento agonístico en machos y los factores ecológicos y sociales durante la época reproductiva de la población bajo estudio.

Hipótesis y predicciones del objetivo específico 2

H2A: Los niveles de agresión del comportamiento agonístico son más altos en el pico de la época reproductiva (parición-apareamiento).

P2A: Los machos realizarán persecuciones y contactos directos de pelea en el pico de la época reproductiva.

H2B: Los niveles de agresión del comportamiento agonístico varían entre grupos sociales, siendo mayores en machos pertenecientes a grupos familiares.

P2B: Los machos dominantes de grupos familiares realizarán comportamientos que impliquen mayor nivel de agresión, como persecuciones y contactos directos, que machos de otros grupos sociales.

H2C: Los niveles de agresión del comportamiento agonístico son más altos en machos que ocupen territorios de mayor calidad de forraje.

P2C_1: Los machos que ocupen territorios con mayor calidad de forraje, estimada a partir del porcentaje de nitrógeno y la relación carbono/nitrógeno, realizarán persecuciones y peleas directas con otros machos para defender su territorio.

P2C_2: Los machos que ocupen territorios de mayor productividad primaria estimada a partir de los valores de EVI, realizarán comportamientos con mayores niveles de agresión, como persecuciones y peleas.

3. Analizar la existencia de distintas estrategias reproductivas alternativas en machos de guanacos en función de la calidad de forraje, la densidad de hembras y sus sitios de tránsito.

Hipótesis y predicciones del objetivo específico 3

H3A: Bajo una estrategia reproductiva poligínica en defensa del territorio, el comportamiento agonístico de los machos que pertenecen a grupos familiares no depende del número de hembras en el grupo.

P3A: La frecuencia, o bien la duración, del comportamiento agonístico en machos de grupos familiares no mostrará una relación con el número de hembras en el grupo.

H3B: La adopción de distintas estrategias reproductivas alternativas dentro de la misma población depende de la capacidad de los machos de colonizar recursos y está favorecida en ambientes de baja calidad forrajera y alta densidad de la población.

P3B: En áreas con baja calidad forrajera, y alta densidad de individuos, los machos que no puedan defender recursos adoptarán estrategias reproductivas alternativas como la defensa de territorios agrupados.

3.3 Materiales y métodos

3.3.1 Área de estudio y diseño experimental

Este trabajo fue realizado en la porción Norte de La Reserva Provincial La Payunia, ubicada en la Provincia de Mendoza. Para más detalles acerca del área de estudio, ver la descripción detallada del Capítulo I (sección 1.10, figura 1.5). Se realizaron 6 campañas durante la época reproductiva, tal como se describió en la sección 1.11.

Se realizaron registros comportamentales de machos adultos pertenecientes a distintos grupos sociales durante el periodo de actividad de los animales, entre las 8:00 y las 20:00 hs. Se utilizó el método de focal continuo (Altman 1974; Martin & Bateson 2007) en el que se registraron todos los comportamientos durante el tiempo de observación (ver Anexo 2: Etograma). Los ajustes en el tiempo del muestreo focal se realizaron en la primera campaña por medio de muestreos *ad libitum* y a partir de ellos, se determinó la unidad muestral por el método del área mínima de tiempo (Matteucci & Colma 1982). Las observaciones fueron realizadas utilizando un telescopio de 60 mm a una distancia de 200-600 metros de los animales para minimizar disturbios y el registro de los comportamientos se realizó utilizando un grabador de voz digital. Como no hay dimorfismo sexual conspicuo, el sexo de los guanacos fue determinado observando los testículos (Franklin 1983). Los sitios de observación de los animales fueron aleatorizados todos los días para evitar observar los mismos individuos en días sucesivos. Cuando la presencia humana perturbó a los animales, no se iniciaron las observaciones. Los registros comenzaron cuando el macho se habituó a la presencia del observador (por ejemplo, retomó la actividad que estaba haciendo originalmente). Se completaron 460 observaciones focales de 12 minutos de duración, sumando un total de 5.520 minutos. En cada observación, se registró el tiempo en que el animal focal cambiaba entre

estados de comportamiento sucesivos, con el fin de calcular frecuencias y cantidad de tiempo en que el individuo observado pasaba en cada categoría de comportamiento (ver Anexo 2: Etograma).

El comportamiento agonístico fue definido como toda interacción entre individuos que involucra un ataque físico o una amenaza (Wilson & Franklin 1985; Lucherini 1996). Esta categoría de comportamiento incluyó despliegues tales como orejas bajas, resoplidos, escupidas, peleas con golpe de cuello y/o rodillas, mordeduras, corridas con embestidas (ver Anexo 2: Etograma; Raedeke 1979; Wilson & Franklin 1985). Sólo se consideraron los comportamientos realizados hacia otros machos. Además, los comportamientos agonísticos fueron clasificados según su nivel de agresión (figura 3.4), siguiendo la descripción realizada por Vilá (1992):

- Nivel bajo: No existe contacto directo entre los animales. Incluye comportamientos tales como orejas bajas, cola levantada, cabeceo.
- Nivel medio: El agresor corre detrás de otro animal, tratando de morderlo, pero no existe contacto físico directo. Incluye el comportamiento de correr con la cabeza baja.
- Nivel alto: Existe contacto físico directo entre los animales. Incluye comportamientos tales como, peleas con golpe de cuello y/o rodillas, mordeduras y corridas con embestidas y choque frontal.

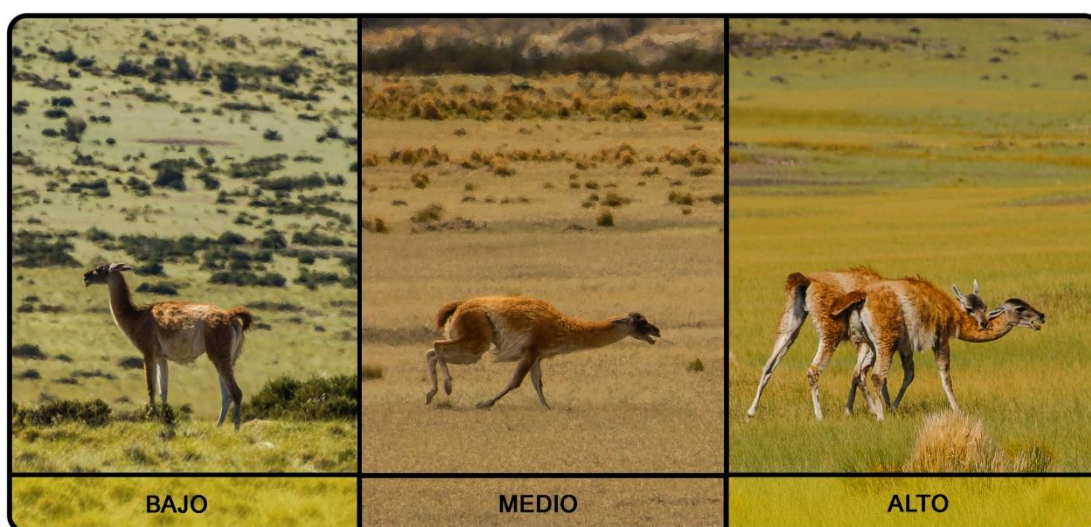


Figura 3.4: Niveles de agresión del comportamiento agonístico en guanacos. Clasificación adaptada de Vilá (1992). Los niveles bajo y medio no implican contacto directo, mientras que un nivel alto de agresión puede implicar mordeduras, choques frontales y cruce de cuellos, entre otros comportamientos.

3.3.2 Estimación de variables ambientales

En cada período reproductivo, se identificaron una serie de variables ambientales como potenciales predictoras del comportamiento agonístico. El tipo de ambiente se clasificó como pastizal, arbustal o mixto (arbustal bajo/pastizal). Además, se seleccionaron seis polígonos de vegetación de 500x500 m (figura 3.5) para estimar las siguientes características:

1) índice EVI como indicador de la productividad primaria (para más detalle, ver Capítulo II, sección 2.3.2.3; Reed et al. 1994).

2) Cobertura de vegetación: En cada polígono se relevaron tres transectas paralelas entre sí de 50 m de largo cada una, y con una distancia de separación entre una y otra de 50 m. En cada transecta, se realizaron estimaciones de cobertura vegetal de especies dominantes utilizando el método “Point Quadrat” (Daget & Poissonet 1971) con puntos de muestreos establecidos cada 50 cm. Los datos obtenidos de cobertura vegetal fueron promediados entre las tres transectas correspondientes a cada polígono.

3) En cada transecta descrita en el punto 2), se tomaron muestras de vegetación que pertenecían a los elementos de forrajeo preferidos de los guanacos (Puig et al. 1996, 1997). Se estimó el porcentaje de proporción de nitrógeno y la relación carbono/nitrógeno. Estos valores fueron promediados para obtener un único valor por polígono. Los análisis se realizaron en el laboratorio de Fitoquímica del IADIZA (CCT-Mendoza).

Se consideró que el área considerada para estimar estas variables incluye una muestra representativa de los territorios utilizados por los guanacos machos observados. Para cada tipo de observación focal, se determinó el tipo de ambiente y se asignaron los datos del polígono de vegetación más cercano.

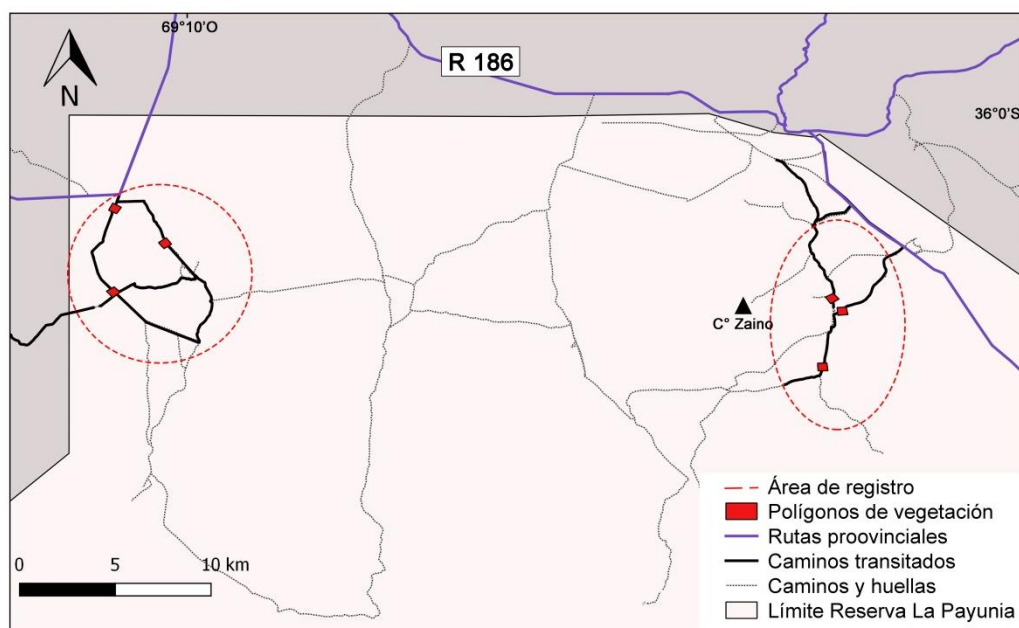


Figura 3.5: Ubicación de las áreas de registro comportamental y los polígonos de vegetación utilizados para describir cobertura de vegetación, calidad de forraje y EVI dentro de la Reserva La Payunia.

3.3.3 Dinámica de los sistemas de apareamiento

Conjuntamente con las variables estimadas en la sección 3.3.2, para cada macho perteneciente a un grupo familiar, se contabilizó el número de hembras en el grupo y el tamaño de grupo total. Además, durante los períodos de parición-apareamiento y post-apareamiento, se estimó el éxito reproductivo de los machos a partir de un registro de cópulas

de manera oportunista, mientras se transitaban los caminos indicados en la figura 3.5. Cada vez que se encontró una situación de cópula, se realizó una descripción de la misma y se tomaron los siguientes datos: fecha, hora, ambiente, tipo de grupo social y lugar. Se utilizaron registros propios y los contabilizados por la Lic. Mariel Ruiz Blanco, que se encontraba realizando otro proyecto de investigación en el área de estudio. Por último, se realizó un mapeo de los machos territoriales (familiares y solitarios) registrados comportamentalmente (sección 3.3.1), en función del grupo social, a lo largo de la época reproductiva.

3.3.4 Análisis estadísticos

Todos los modelos fueron realizados con el software R v3.4.3 (R Core Team 2017). Se utilizó un marco bayesiano con previas no informativas, se obtuvieron las distribuciones posteriores de los parámetros de cada modelo y se extrajeron los intervalos credibilidad (ICr) del 95% alrededor de la media (Korner-Nievergelt et al. 2015). En todos los casos, se chequearon los supuestos de los modelos correspondientes. Se consideró que un efecto fue estadísticamente significativo cuando la probabilidad posterior de la diferencia de medias entre las estimaciones comparadas fue superior a 0,95 o cuando el ICr estimado no incluyó cero (Korner-Nievergelt et al. 2015).

3.3.4.1 Análisis del comportamiento agonístico

Para determinar cuáles de los factores registrados afectaron el comportamiento agonístico de los animales, se seleccionó un enfoque de análisis secuencial que permitió integrar información de todas las observaciones focales (Mulero-Pázmány et al. 2017). En un primer paso (n=460), se examinaron los factores que determinaron la presencia/ausencia del comportamiento agonístico en guanacos. Para esto, se ajustaron modelos lineales generalizados (McCullagh & Nelder 1989) con una distribución de errores binomial. Para ello, se utilizó la función *glm* del paquete “*bmle*” (Bolker 2017). En un segundo paso, se tuvieron en cuenta sólo los registros de los individuos que mostraron respuestas de comportamiento agonístico (n=263). Por un lado, se evaluó la duración del comportamiento agonístico mediante modelos lineales. Para controlar un posible efecto de la duración del tiempo de observación sobre la agresividad, se incluyó el tiempo total de observación (TOT) (es decir, cuánto tiempo se observó al individuo, expresado en minutos) como un factor fijo en los modelos. El efecto de TOT no explicó una variación importante sobre la duración del comportamiento agonístico. Para estos modelos, se utilizó la función *lm* del paquete estadístico “*lme4*” (Bates et al. 2018). Por otro lado, para analizar la frecuencia del comportamiento agonístico, se utilizaron modelos lineales generalizados mixtos con una distribución de errores de tipo Poisson y se utilizó al individuo como factor aleatorio para controlar la sobredispersión. Para ello, se utilizó la función *glmer* del paquete “*blme*” (Korner-Nievergelt et al. 2015). En todos los casos, la multicolinealidad de las variables predictoras continuas se evaluó calculando los coeficientes de correlación y se excluyó cuando fue necesario (Korner-Nievergelt et al. 2015). En los tres modelos, se tuvieron en cuenta las siguientes variables predictoras: año de muestreo, periodo, grupo social del macho registrado, zona de la reserva, tipo de ambiente, índice EVI, cobertura de vegetación, porcentaje de nitrógeno, relación carbono/nitrógeno y las interacciones año de muestreo*periodo y periodo*zona. Posteriormente, para todos los modelos, se utilizó la función *sim* del paquete estadístico “*arm*” (Gelman & Hill 2007), para simular valores de las distribuciones posteriores de los parámetros del modelo y se extrajeron los ICr del 95% alrededor de la media que

representan la incertidumbre en torno a las estimaciones. De las figuras, se puede suponer una diferencia entre grupos si los ICr de uno de ellos no se solapan con la estimación de la media del otro grupo.

3.3.4.2 Análisis de los niveles de agresión del comportamiento agonístico

Se realizaron modelos de regresión logística ordinal para analizar la influencia de variables predictoras sobre el nivel de agresión del comportamiento agonístico (Bilder & Loughin 2015). El objetivo de estos modelos es estimar las probabilidades de que un individuo realice comportamiento agonístico de nivel bajo, medio o alto. Para ello, se utilizaron las funciones *bayespolr* y *sim* del paquete estadístico “arm” (Gelman & Hill 2007). Las variables predictoras utilizadas fueron año, periodo reproductivo, área, grupo social y tipo de ambiente.

3.3.4.3 Dinámica de los sistemas de apareamiento

Para analizar el comportamiento agonístico de machos de grupos familiares, sólo se tuvieron en cuenta los períodos de parición-apareamiento y post-apareamiento (n= 70), ya que sólo 4 machos de grupos familiares realizaron comportamientos agonísticos durante el periodo de formación de grupos. Se analizó la duración y la frecuencia del comportamiento agonístico de manera similar a la descrita en la sección 3.3.4.1. Las variables predictoras utilizadas fueron año de muestreo, periodo, número de hembras, tipo de ambiente y la interacción año de muestreo x periodo.

3.4 Resultados

Teniendo en cuenta ambas temporadas de muestro, se registraron comportamentalmente a 5 machos pertenecientes a grupos familiares, 103 machos solitarios, 14 machos pertenecientes a grupos de solteros y 17 machos de grupos mixtos, durante el periodo de formación de grupos. La cantidad de machos registrados por grupos sociales para el periodo de parición-apareamiento fueron 64, 107, 4 y 12, respectivamente. Finalmente durante el periodo de post-apareamiento, se observaron 44 pertenecientes a grupos familiares, 71 machos solitarios, 5 machos de grupos solteros y 14 machos de grupos mixtos. De estos 460 registros de machos adultos, 263 animales realizaron algún tipo de comportamiento agonístico.

3.4.1 Análisis del comportamiento agonístico

Durante la temporada 2014-2015, el 29,3% de los machos adultos registrados presentaron comportamientos agresivos durante el periodo de formación de grupos. Este porcentaje aumentó a 74,6% durante el periodo de parición-apareamiento y a 72,1% durante el período post-apareamiento. Durante la temporada reproductiva de 2016-2017, estos porcentajes fueron 36,0%, 70,8% y 39,7%, respectivamente. Machos de todos los tipos de grupo sociales tuvieron comportamientos agonísticos durante algún periodo la época reproductiva. Sin embargo, su nivel de agresión varió según las categorías sociales: mientras que las interacciones agonísticas de los machos solteros consistieron en comportamientos de baja agresión, como orejas bajas y la cola levantada, los machos solitarios, familiares y mixtos estuvieron involucrados en persecuciones y peleas (niveles medio y alto de agresión) en el 38%

de las veces. Además, el 49,43% de los encuentros agonísticos fueron acompañados por comportamientos territoriales de defecación u micción en bosteaderos.

Debido a una fuerte correlación entre algunas covariables, no se incluyeron combinaciones de EVI+cobertura de vegetación ($r=0,59$), y porcentaje de nitrógeno+relación carbono/nitrógeno ($r=-0,91$) en los mismos modelos. El análisis del primer paso mostró que la presencia del comportamiento agonístico fue mayor en el periodo de parición-apareamiento y además, se observó una interacción negativa entre el periodo y la temporada de muestreo. En el periodo post-apareamiento, la respuesta fue diferente entre años, siendo menor en la segunda temporada (figura 3.6a; tabla 3.2). Además, la presencia del comportamiento agonístico fue mayor en machos pertenecientes a grupos mixtos (figura 3.6b; tabla 3.2) y menor en ambientes de pastizal (figura 3.6c; tabla 3.2) y a valores mayores de la relación carbono/nitrógeno (tabla 3.2).

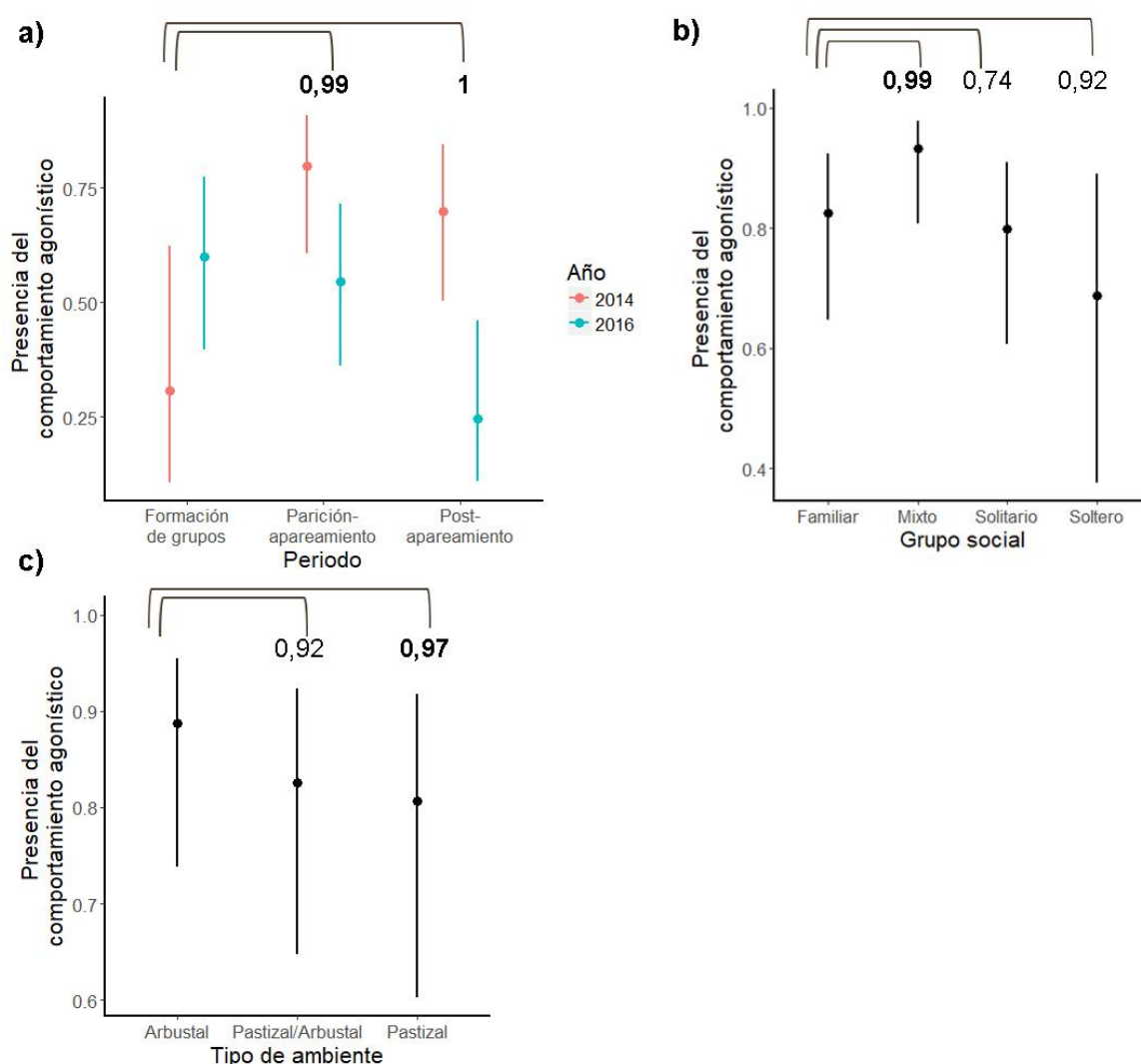


Figura 3.6: Relación entre la presencia del comportamiento agonístico y a) el periodo de la época reproductiva y la temporada de muestreo, b) el grupo social de los machos registrados y c) el tipo de ambiente. Los puntos representan estimaciones de la media con intervalos de credibilidad del 95%. Los números representan la probabilidad posterior de una diferencia de medias entre el nivel de referencia y el resto de los niveles en cada caso. En negrita se muestran las probabilidades mayores a 0,95.

En el análisis del segundo paso, y para la duración del comportamiento agonístico, también se observó una interacción negativa entre el periodo y la temporada de muestreo. Es decir, la duración de este comportamiento fue similar entre los periodos de formación de grupos y post-apareamiento en la temporada 2014-2015, pero fue menor en el periodo post-apareamiento en la temporada 2016-2017. Además, no se encontraron diferencias entre el periodo de formación de grupos y parición-apareamiento (figura 3.7a, tabla 3.2). Por otro lado, no se observaron diferencias entre grupos sociales (figura 3.7b, tabla 3.2). La duración del comportamiento agonístico fue mayor en ambientes mixtos (figura 3.7c; tabla 3.2) y en el Noreste de la reserva, tanto durante el periodo de parición-apareamiento como durante el de post-apareamiento (figura 3.7d; tabla 3.2).

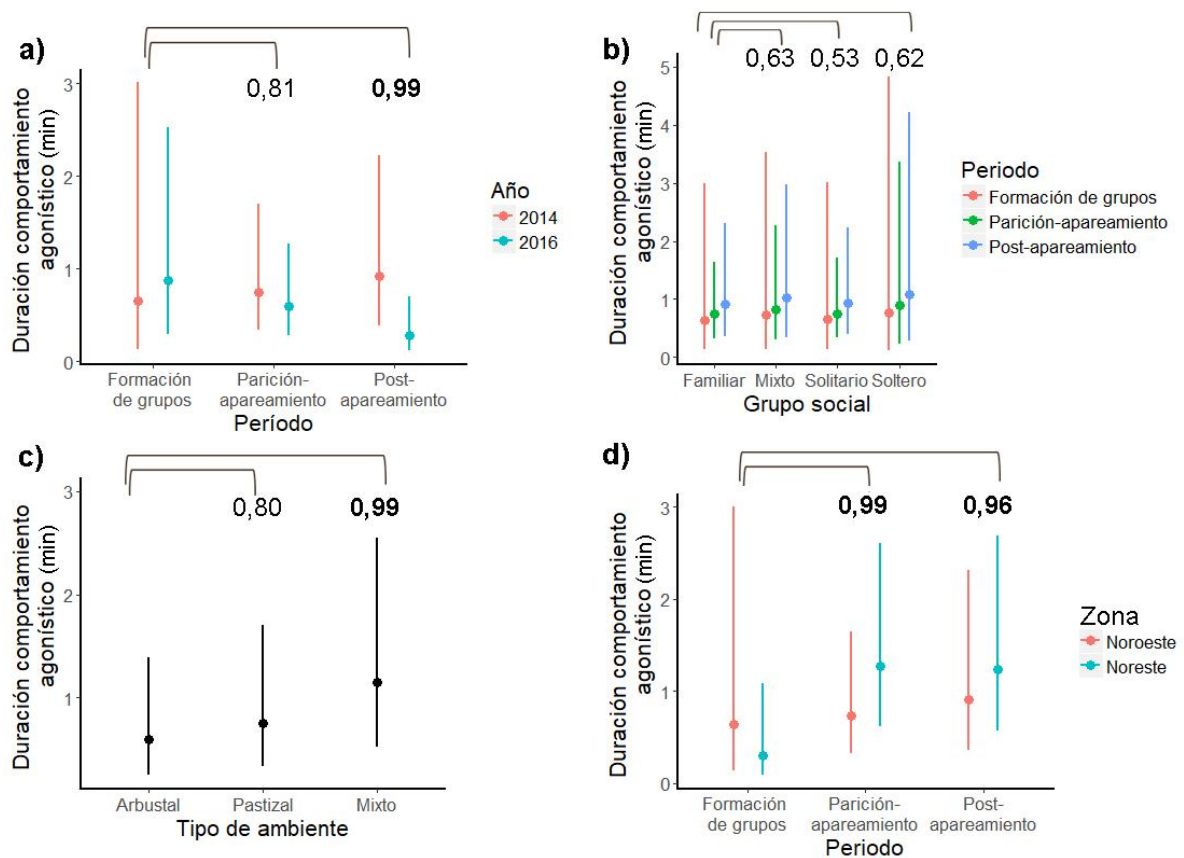


Figura 3.7: Relación entre la duración del comportamiento agonístico realizado durante el tiempo de observación y a) el periodo de la época reproductiva y la temporada de muestreo, b) el grupo social de los machos registrados y el periodo de la época reproductiva, c) el tipo de ambiente, y d) el periodo de la época reproductiva y la zona de la reserva. Los puntos representan estimaciones de la media con intervalos de credibilidad del 95%. Los números representan la probabilidad posterior de una diferencia de medias entre el nivel de referencia y el resto de los niveles en cada caso. En negrita se muestran las probabilidades mayores a 0,95.

Para la frecuencia del comportamiento agonístico, se observó una interacción negativa similar a la observada para la duración de este comportamiento, entre el periodo y la temporada de muestreo (figura 3.8a, tabla 3.2). Además, la frecuencia del comportamiento agonístico fue mayor en machos pertenecientes a grupos mixtos (figura 3.8b, tabla 3.2). Finalmente, no se encontró una relación entre esta variable respuesta y el tipo de ambiente, a diferencia de lo ocurrido con la presencia y la duración del comportamiento agonístico (figura 3.8c, tabla 3.2).

Tabla 3.2: Resultados de los modelos de regresión lineal para explicar la variación del comportamiento agonístico en función de variables predictoras. Se muestran los resultados de los modelos de presencia de comportamiento agonístico (agonístico binomial), duración del comportamiento agonístico (duración agonístico) y frecuencia del comportamiento agonístico (frecuencia agonístico). Se presentan la estimación de los parámetros y los intervalos de credibilidad del 95%. Se puede suponer un efecto estadísticamente significativo de un factor si el cero no está incluido en el ICr del 95% o si la diferencia de medias entre las estimaciones comparadas es superior a 0,95. Estos casos se presentan en negrita

Variable: nivel	Agonístico binomial			Duración agonístico			Frecuencia agonístico		
	estimador	2,5	97,5	estimador	2,5	97,5	estimador	2,5	97,5
Intercepto	-0,83	-3,28	1,61	-0,43	-2,87	2,03	-1,75	-3,24	-0,27
Año:2016 ^a	1,22	0,25	2,21	0,29	-0,71	1,28	0,84	0,23	1,46
Periodo: parición-apareamiento ^b	2,21	1,20	3,23	0,15	-1,11	1,41	0,31	-0,47	1,09
Periodo: post-apareamiento ^b	1,66	0,44	2,90	0,33	-0,93	1,61	0,58	-0,19	1,37
Zona: Noreste ^c	0,08	-0,50	0,66	-0,75	-1,76	0,26	-0,07	-0,68	0,54
Tipo de ambiente: past/arb ^d	-0,51	-1,21	0,19	0,67	0,07	1,28	0,05	-0,29	0,41
Tipo de ambiente: pastizal ^d	-0,63	-1,27	0,01	0,25	-0,30	0,81	0,00	-0,34	0,33
Grupo social: mixto ^e	1,07	0,16	1,98	0,12	-0,54	0,79	0,58	0,20	0,96
Grupo social: solitario ^e	-0,17	-0,71	0,37	0,02	-0,44	0,48	-0,21	-0,48	0,07
Grupo social: soltero	-0,76	-1,80	0,30	0,18	-0,94	1,33	-0,48	-1,21	0,25
Productividad media (EVI)	24,00	-6,60	54,28	4,16	-27,39	35,18	-0,73	-19,83	17,93
Carbono/Nitrógeno	-0,03	-0,06	0,01	-0,01	-0,03	0,01	-0,07	-1,29	1,18
Año:2016*Periodo: parición-apareamiento	-2,44	-3,77	-1,14	-0,56	-1,68	0,56	-0,28	-0,98	0,41
Año:2016*Periodo: post-apareamiento	-3,20	-4,44	-1,97	-1,48	-2,64	-0,31	-0,80	-1,52	-0,09
Periodo:parición-apareamiento*zona:NE	-	-	-	1,31	0,21	2,42	0,22	-0,44	0,89
Periodo: post-apareamiento*Zona:NE	-	-	-	1,04	-0,15	2,22	0,30	-0,41	1,02

^a Nivel de referencia: 2014

^b Nivel de referencia: formación de grupos

^c Nivel de referencia: Noroeste

^d Nivel de referencia: arbustal

^e Nivel de referencia: grupo familiar

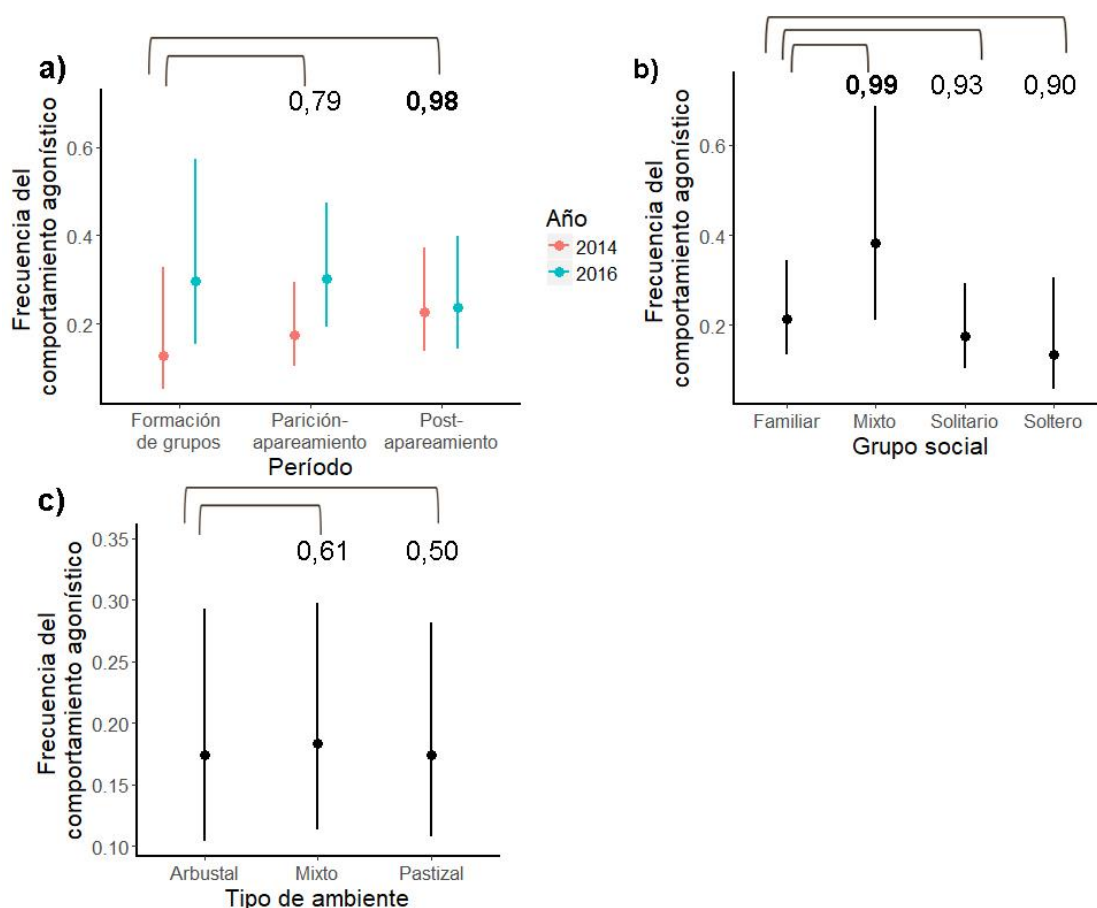


Figura 3.8: Relación entre la frecuencia del comportamiento agonístico durante el tiempo de observación y a) el periodo de la época reproductiva y la temporada de muestreo, b) el grupo social de los machos registrados y c) el tipo de ambiente. Los puntos representan estimaciones de la media con intervalos de credibilidad del 95%. Los números representan la probabilidad posterior de una diferencia de medias entre el nivel de referencia y el resto de los niveles en cada caso. En negrita se muestran las probabilidades mayores a 0,95.

3.4.2 Análisis de los niveles de agresión del comportamiento agonístico

Durante la temporada 2014-2015, de los 22 machos que realizaron comportamientos agonísticos durante el periodo de formación de grupos, el 63,6% presentaron comportamientos de nivel bajo mientras que el resto realizó comportamiento de nivel medio. Durante el periodo de parición-apareamiento, el 66% de los comportamientos agonísticos fueron de nivel bajo y el 34% de nivel medio. Durante el periodo post-apareamiento, de los 44 machos que realizaron comportamientos agonísticos, el 72,7% fueron de nivel bajo, el 22,7% fueron de nivel medio y el 4,5% fueron de nivel alto. Durante la temporada reproductiva de 2016-2017, durante el periodo de formación de grupos, el 69,7% de los comportamientos fueron de nivel bajo, el 27,3%, de nivel medio y sólo un 3% de nivel alto. De los 85 machos que realizaron comportamientos agonísticos durante el periodo de parición-apareamiento, el 56,5% fueron de nivel bajo, el 40% de nivel medio y el 3,5% de nivel alto. Por último, durante el periodo post-reproductivo, el 51,7% de los comportamientos fueron de nivel bajo y el resto de nivel medio.

Los resultados de la regresión logística ordinal (n=263) indicaron que la probabilidad de observar comportamientos agonísticos correspondientes a niveles de agresión medios o altos

es mayor en machos pertenecientes a grupos mixtos. Por otro lado, los niveles de agresión no mostraron diferencias con ninguna otra variable predictora tenida en cuenta en el análisis (figura 3.9, tabla 3.3).

Tabla 3.3: Resultados del modelo de regresión logística ordinal para estimar el efecto de variables predictoras sobre la probabilidad del nivel de agresión. Se presentan la estimación de los parámetros y los intervalos de credibilidad del 95%. Se puede suponer un efecto estadísticamente significativo de un factor si el cero no está incluido en el ICr del 95% o si la diferencia de medias entre las estimaciones comparadas es superior a 0,95. Estos casos se presentan en negrita.

Variables: niveles	Estimador	Intervalos de credibilidad	
		2,5	97,5
Año: 2016 ^a	0,48	-0,14	1,10
Periodo: parición-apareamiento ^b	0,49	-0,25	1,20
Periodo: post-apareamiento ^b	0,25	-0,56	1,05
Zona: Noreste ^c	-0,14	-0,71	0,43
Grupo social: mixto^d	1,56	0,67	2,43
Grupo social: solitario ^d	-0,42	-1,04	0,19
Grupo social: soltero ^d	-1,11	-2,87	0,67
Vegetación: past/arb ^e	-0,26	-1,00	0,49
Vegetación: pastizal ^e	0,15	-0,59	0,90

^a Nivel de referencia: 2014

^b Nivel de referencia: formación de grupos

^c Nivel de referencia: Noroeste

^d Nivel de referencia: grupo familiar

^e Nivel de referencia: arbustal

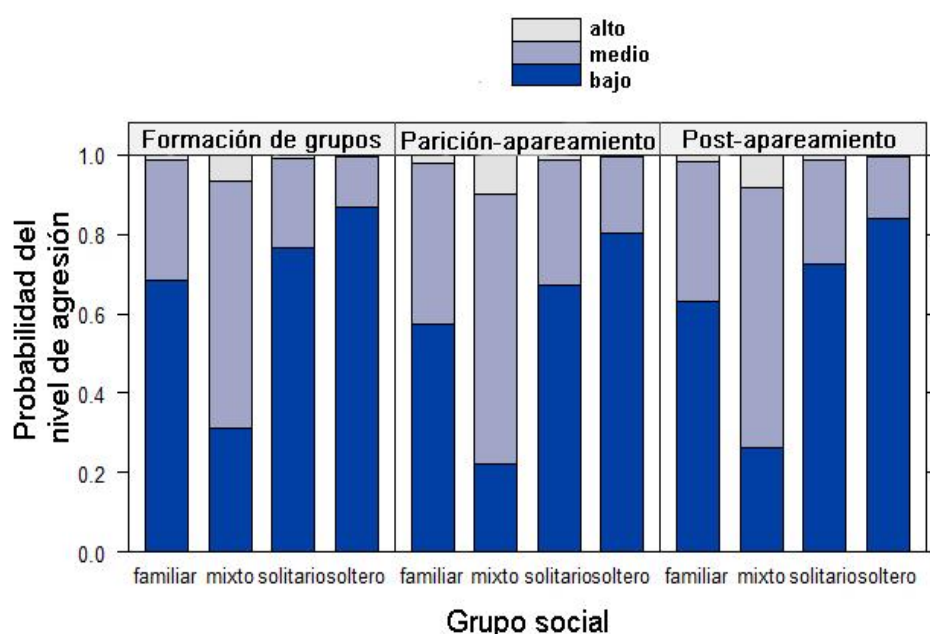


Figura 3.9: Resultados del modelo de regresión logística ordinal para estimar probabilidad de que machos de guanacos desplieguen comportamientos de agresión de niveles bajo, medio y alto, en función del grupo social y la época. Los distintos niveles de agresión se representan con distintos tonos de azul.

3.4.3 Dinámica de los sistemas de apareamiento

Al analizar la duración y la frecuencia del comportamiento agonístico en machos pertenecientes a grupos familiares, no se encontraron diferencias en la respuesta de estas variables en función del número de hembras en el grupo (tabla 3.4; figura 3.10). Además, la duración del comportamiento agonístico fue mayor en ambientes de pastizal y mixtos, mientras que la frecuencia de este comportamiento fue mayor en pastizales (tabla 3.4, figura 3.11).

Tabla 3.4: Resultados de los modelos de regresión lineal para explicar la variación del comportamiento agonístico en machos pertenecientes a grupos familiares en función de variables predictoras. Se muestran los resultados de los modelos de duración del comportamiento agonístico (duración agonístico) y frecuencia del comportamiento agonístico (frecuencia agonístico). Se presentan la estimación de los parámetros y los intervalos de credibilidad del 95%. Se puede suponer un efecto estadísticamente significativo de un factor si el cero no está incluido en el ICr del 95% o si la diferencia de medias entre las estimaciones comparadas es superior a 0,95. Estos casos se presentan en negrita

Variables: niveles	Duración agonístico			Frecuencia agonístico		
	estimador	2,5	97,5	estimador	2,5	97,5
intercepto	-0,71	-1,80	0,38	-1,56	-2,24	-0,88
Año: 2016 ^a	-0,38	-1,37	0,57	0,50	-0,11	1,10
Periodo: post-apareamiento ^b	0,26	-0,89	1,46	0,18	-0,54	,93
Tipo de ambiente: pastizal ^c	1,39	0,21	2,59	0,70	0,01	1,40
Tipo de ambiente: past/arb ^c	1,08	0,20	1,96	0,30	-0,23	0,84
Número de hembras	0,01	-0,09	0,10	-0,02	-0,07	0,042
Año:2016*Periodo: post-apareamiento	-1,11	-2,66	0,43	-0,56	-1,51	0,39

^a Nivel de referencia: 2014

^b Nivel de referencia: parición-apareamiento

^c Nivel de referencia: arbustal

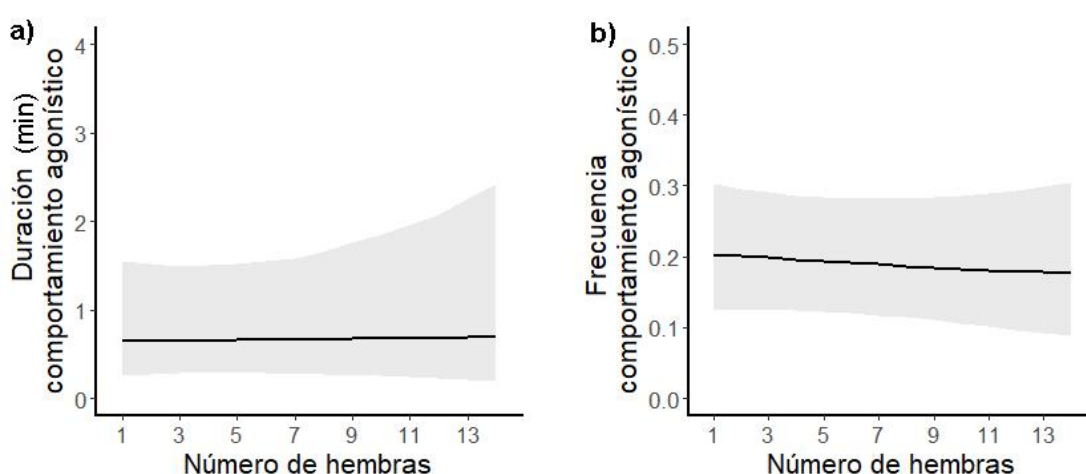


Figura 3.10: Relación entre el comportamiento agonístico de machos pertenecientes grupos familiares y el número de hembras en el grupo. a) Duración del comportamiento agonístico en el tiempo de observación, b) Frecuencia del comportamiento agonístico durante el tiempo de observación. Las líneas negras representan estimaciones de la media y las bandas grises representan los intervalos de credibilidad del 95%.

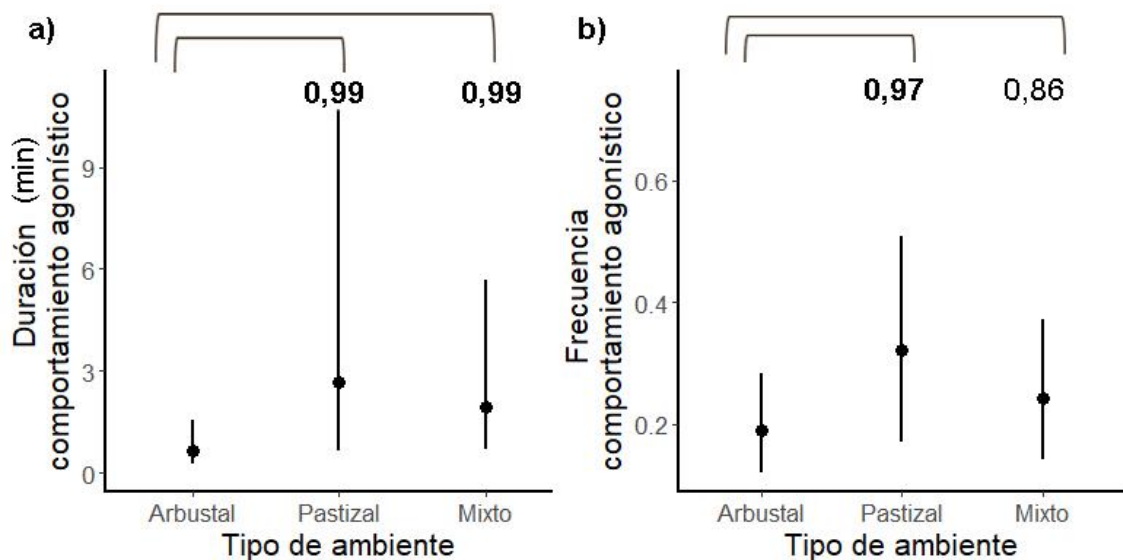


Figura 3.11: Relación entre el comportamiento agonístico de machos pertenecientes grupos familiares y el tipo de ambiente. a) Duración del comportamiento agonístico en el tiempo de observación, b) Frecuencia del comportamiento agonístico durante el tiempo de observación. Los puntos representan estimaciones de la media con intervalos de credibilidad del 95%. Los números representan la probabilidad posterior de una diferencia de medias entre la variable de referencia y el resto de los niveles en cada caso. En negrita se muestran las probabilidades mayores a 0,95.

3.4.3.1 Distribución y descripción de cópulas en La Payunia

En total, se registraron 41 cópulas, de las cuales un 75,6% se observaron durante el periodo de parición-apareamiento (11 durante la temporada 2014-2015 y 20 durante la temporada 2016-2017). Además, del total de eventos, un 92,7% ocurrió en la zona Noreste del área de estudio, clasificada como *Santuario de Flora y Fauna* (SAIJ 2010).

Del total de cópulas registradas en el periodo de parición-apareamiento, 11 fueron entre machos y hembras pertenecientes a un grupo familiar y 1 una de ellas, en un grupo mixto de 26 individuos. En este periodo, además se observaron 19 eventos entre hembras solas (o en algunos casos acompañada de su cría del año anterior, añal) y machos solitarios; y un 84,2% de estos eventos ocurrieron en la zona NE del área de estudio, en el *Valle del Zaino*, un área de extensos de pastizales, donde se concentran la gran mayoría de los machos solitarios (figura 3.12). De las cópulas observadas durante el periodo de post-apareamiento, el 30% ocurrió con machos de grupos familiares y el resto con machos solitarios.

En general, las cópulas que involucraron hembras solas y machos solitarios ocurrieron siguiendo una sucesión de eventos similar en todos los casos, y este patrón de comportamientos fue sólo observado en el Valle del Zaino. En un comienzo, la hembra cruza caminando el área en la que se encuentran los machos solitarios. Cuando los machos solitarios la detectan, comienzan a perseguirla corriendo (generalmente entre dos y tres machos), aunque algunos abandonan la persecución rápidamente. Si la persecución sexual es exitosa, uno de los machos monta a la hembra y copula con ella. Cuando la cópula finaliza (tiempo promedio= 12 minutos; Jurgensen 1985), la hembra se aleja caminando del macho solitario, y en la mayoría de los casos es nuevamente perseguida por otro grupo de machos. Esta segunda

persecución sexual finalizó con una segunda cópula consecutiva en el 75% de los casos. En algunas ocasiones, otros machos solitarios se acercan a la cópula y realizan vocalizaciones o se quedan atentos hasta que ésta finaliza y luego, corren a la hembra.

El 100% de las cópulas entre machos y hembras pertenecientes a un grupo familiar ocurrieron en la zona NE de la reserva, pero ninguna de ellas fue observada en el Valle del Zaino. De hecho, la distribución espacial de los machos territoriales en la zona NE fue diferente a lo largo de la época reproductiva. Mientras que la distribución de los machos familiares varió a lo largo de los distintos periodos, la de los machos solitarios fue más estable y se concentró principalmente en el Valle del Zaino (figura 3.12).

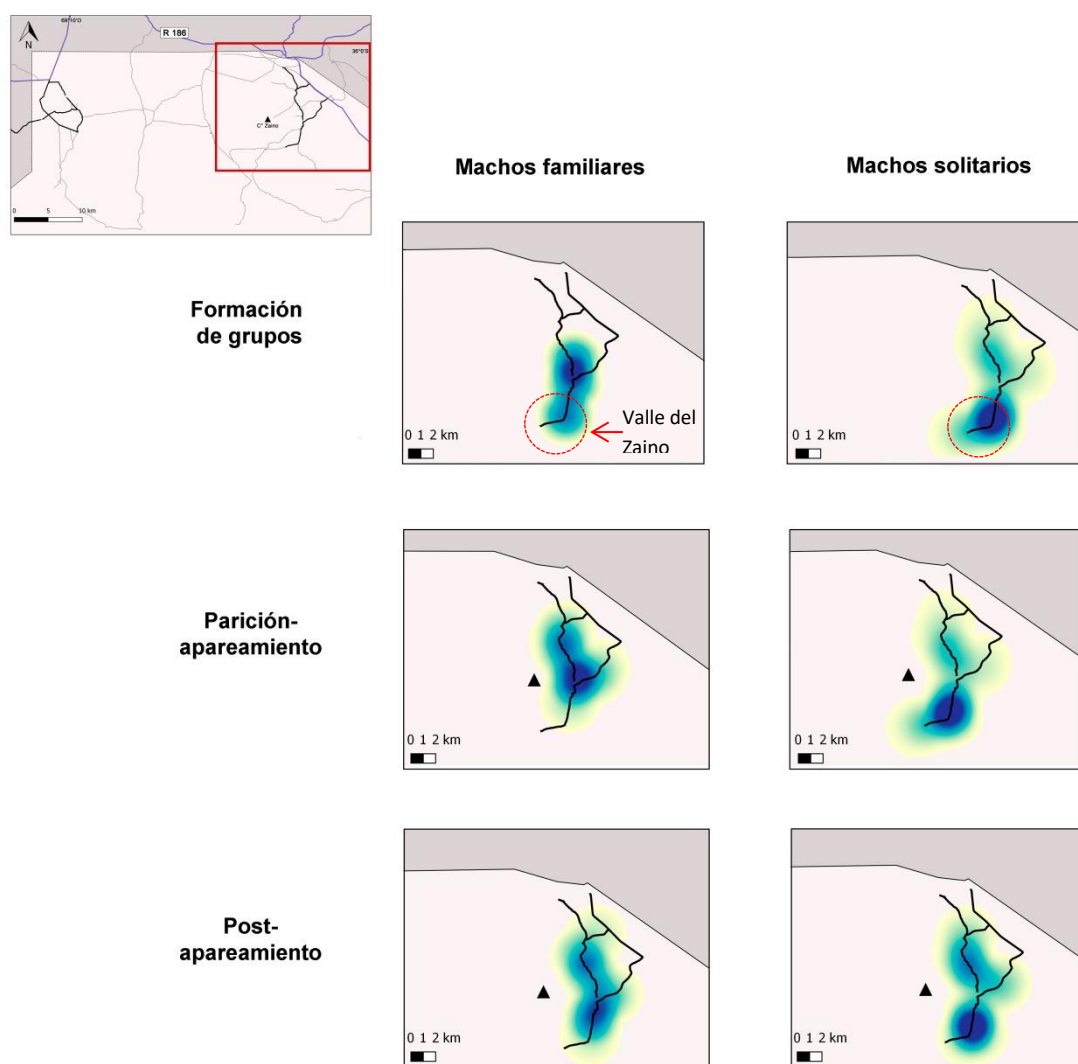


Figura 3.12: Ubicación espacial de los machos territoriales en el área NE de la Reserva la Payunia a lo largo de la época reproductiva. En cada período se graficaron los datos obtenidos en ambas temporadas de muestreo (2014-2015 y 2016-2017). Un color azul más intenso indica mayor densidad relativa de machos, mientras que colores claros indican una baja densidad relativa.

3.5 Discusión

3.5.1 Análisis del comportamiento agonístico

En este capítulo se analizaron las variaciones en el comportamiento agonístico a lo largo de la época reproductiva en una población migratoria de guanacos silvestres, en función de atributos sociales y ecológicos. Los resultados apoyaron parcialmente la primera hipótesis planteada en relación al periodo en el que se observan los comportamientos agonísticos (hipótesis 1A). Por un lado, y en apoyo a la predicción 1A_1, la probabilidad de presencia de comportamientos agonísticos entre machos adultos alcanzó su punto máximo durante el periodo de parición-apareamiento. Resultados similares se encontraron en otras poblaciones estudiadas en Chile y Argentina (Wilson & Franklin 1985; Marino 2012), especialmente en los machos territoriales. Estos patrones también fueron documentados para otros ungulados (Kitchen 1974; Clutton-Brock et al. 1982; Murray 1982). Por ejemplo, en el impala (*Aepyceros melampus*), las interacciones agonísticas fueron más frecuentes durante el celo y anticiparon un aumento en la frecuencia de apareamientos (Murray 1982) y en el antílope americano, la ocurrencia de peleas entre machos fue máxima durante el periodo de apareamientos (Kitchen 1974). Sin embargo, y de manera contraria a lo predicho (P1A_2), tanto la duración como la frecuencia de las interacciones agonísticas no mostraron diferencias entre el periodo de formación de grupos y de parición-apareamiento. En la literatura científica se han encontrado evidencias variadas. Por un lado, estudios realizados en otra población migratoria de guanacos observaron que la tasa de encuentros entre machos territoriales fue mayor en Diciembre, contrario a lo observado en esta tesis (Jurgensen 1985). Por otro lado, Vilá (1992) reportó resultados similares a los hallados, en cuanto a la frecuencia de comportamientos agonísticos en vicuñas. La frecuencia y duración semejantes entre estos dos periodos podría estar relacionada con la defensa de territorios que los guanacos realizan durante la época reproductiva, que comienza durante el periodo de formación de grupos y se mantiene en el pico de la época reproductiva.

A diferencia de lo esperado, se observó una respuesta diferente del comportamiento agonístico durante el periodo de formación de grupos y el periodo de post-apareamiento entre temporadas de muestreo. Mientras que en 2014-2015 las tres variables respuesta referidas al comportamiento agonístico se mantuvieron en valores altos, en el 2016-2017, disminuyeron significativamente. Esta interacción negativa entre el año de muestreo y el periodo podría estar relacionada a una variabilidad ambiental interanual y a una diferencia en la disponibilidad de forraje. Como se discutió en el capítulo II de esta tesis, la productividad primaria en la primera temporada de muestreo fue menor que en la segunda (ver anexo 2: polígonos de vegetación), y esta diferencia podría haber provocado una mayor competencia por el alimento. De esta manera, la alta presencia, frecuencia y duración del comportamiento agonístico observada durante el periodo post-reproductivo del 2014-2015 estaría más relacionada a una competencia por el alimento que a cuestiones reproductivas. Una evidencia a favor de esta explicación es la mayor concentración de metabolitos de cortisol observada durante el periodo de post-apareamiento en la primera temporada, sugiriendo una mayor demanda energética de los individuos (ver Capítulo IV).

Un último aspecto importante de destacar entre el comportamiento agonístico y el periodo de la época reproductiva es la interacción positiva entre el periodo de parición-apareamiento y la zona Noreste del área de estudio. Este resultado también podría estar relacionado con las estrategias reproductivas de la especie, ya que, como fue mencionado en el capítulo II, esta zona representa el área predilecta de reproducción en La Payunia y se encuentra categorizada como un *Santuario de Flora y Fauna* (SAIJ 2010). En este sentido, los resultados de esta tesis remarcan la importancia de su protección y manejo para asegurar la reproducción de este ungulado silvestre.

Los resultados reportados no apoyaron la hipótesis planteada acerca del comportamiento agonístico y su variación entre los distintos grupos sociales (H1B). La presencia y frecuencia del comportamiento agonístico fue mayor en grupos mixtos que en grupos familiares, mientras que no se encontró una relación entre la duración de estas interacciones y el grupo social. De manera contraria, Marino (2012) reportó que la probabilidad de observar encuentros agonísticos fue mayor en machos territoriales, aunque este estudio sólo comparó entre machos de grupos familiares y grupos de solteros. Otro estudio realizado por Lucherini (1996) en vicuñas y guanacos, encontró resultados similares a los de Marino (2012) en ambas especies, aunque este estudio tampoco tuvo en cuenta a los grupos mixtos. Al mismo tiempo, el autor indica que los datos sobre el comportamiento agonístico sugieren que los grupos familiares de ambas especies, al menos durante el verano, viven en un entorno social bastante estable y predecible en el que se evitan las interacciones agonísticas superfluas, que son energéticamente costosas y potencialmente peligrosas, ya que tanto guanacos como vicuñas pueden utilizar los caninos durante las peleas. En función de los resultados encontrados en esta tesis sobre la población de guanacos de La Payunia y en relación a lo planteado por Lucherini (1996), es posible que los machos de los grupos familiares, una vez establecidos en sus territorios (entre fines de septiembre y octubre), eviten realizar despliegues de alto costo energético que puedan implicar un daño, y realicen una defensa para mantener su territorio utilizando otras estrategias que pudieran ser exitosas, como una activa vigilancia o advertencias (figura 3.1; Kitchen 1974; Vilá & Cassini 1994; Maher 2000). De hecho, se han encontrado evidencias de que machos territoriales de grupos familiares dedicaron más tiempo a la vigilancia que las hembras del grupo, atribuyendo esta diferencia a los distintos intereses reproductivos entre sexos y a la territorialidad, tanto en guanacos (Marino & Baldi 2008) como en vicuñas (Vilá & Cassini 1994). Para poner a prueba esta hipótesis alternativa, será necesario realizar un análisis más detallado de los tiempos que los machos de distintos grupos sociales dedican a cada categoría de comportamiento en esta población.

Una mayor presencia y frecuencia del comportamiento agonístico en machos de grupos mixtos podría estar relacionado con el tamaño de los grupos (más de 15 y hasta cientos de animales) y la presencia de múltiples machos. Estos grupos podrían ser más susceptibles a encuentros agresivos y a la competencia intrasexual. En este sentido, Garcia Pereira et al. (2006) encontraron que los grupos de venado de las pampas (*Ozotoceros bezoarticus*) con múltiples machos presentaban mayores niveles de estrés fisiológico debido al aumento de la competencia entre ellos y el consecuente aumento del comportamiento agonístico. También se ha observado un aumento de la competencia en grupos más grandes mediada por interacciones agresivas en otras especies (Clutton-Brock et al. 1982; Blumstein et al. 2002),

generalmente relacionado con una competencia por el alimento y no por cuestiones reproductivas, lo que indica que estos costos derivados de la vida en grupo podrían estar ampliamente distribuidos entre los herbívoros sociales.

La relación entre el comportamiento agonístico y las variables relacionadas con la calidad del forraje y la productividad primaria fueron diferentes según la variable respuesta tomada en cuenta, apoyando parcialmente algunas de las predicciones planteadas (P1C). Mientras que la presencia del comportamiento agonístico fue menor en áreas de mayor relación carbono:nitrógeno (C:N), ninguna de las tres variables respuesta se asoció a los valores de EVI. Una alta relación C:N en plantas indica forrajes de baja calidad, ya que el contenido de nitrógeno disminuye a medida que la planta termina su periodo de desarrollo y el carbono estructural comienza a formar parte de los tejidos vegetales (Van der Wal et al. 2000; Baron et al. 2002). Los valores de esta relación fueron mayores durante el periodo de parición-apareamiento en la zona NO del área de estudio (ver anexo 2: polígonos de vegetación). En este sentido, los resultados encontrados son esperables teniendo en cuenta que como se mencionó previamente, las interacciones agresivas son intrínsecamente costosas, y por lo tanto, la agresividad puede depender del valor del recurso disputado (Barroso et al. 2000; Koenig et al. 2004; Taillon & Côté 2007). Ambientes de baja calidad forrajera no estarían ofreciendo recursos de valor para satisfacer los requerimientos nutricionales y energéticos necesarios ni para monopolizar hembras, por lo que realizar comportamientos agonísticos sería enfrentarse a “un alto costo por una baja recompensa”.

Si bien la duración del comportamiento agonístico no mostró relación con variables relacionadas con la calidad del forraje, fue mayor en ambientes mixtos (pastizal/arbustal), y este resultado podría estar relacionado con la defensa de recursos descrita para guanacos (Franklin 1983). Estos tipos de ambientes tienen una gran diversidad y cobertura de plantas (ver anexo 2: polígono de vegetación) y los guanacos en esos ambientes tienen una mayor calidad de dieta, lo que sugiere un mejor contenido nutricional del forraje (Gregorio 2018). Además, se sabe que los parches de arbustos concentran nutrientes y promueven el establecimiento de plantas herbáceas (Bisigato & Bertiller 2004). En este sentido, es posible que otros atributos relacionados con la calidad del forraje no estimados en esta tesis, como el contenido de fibra, la proteína cruda y los carbohidratos solubles (Loaiza et al. 2017), estén jugando un rol importante y se encuentren directamente relacionados con una mayor defensa. Otros estudios realizados en guanacos encontraron una relación similar en cuanto al tipo de ambiente y las interacciones agonísticas (Young & Franklin 2004c). En este estudio, los machos dedicaron más tiempo en interacciones agonísticas en ambientes arbustivos sobre colinas. Sin embargo, los autores atribuyeron este hallazgo a fenómenos más relacionados al uso de áreas de despliegue comportamental que a la defensa de recursos.

Alternativamente, tal como lo propuso Marino (2010), es probable que la heterogeneidad del hábitat aumente la competencia por interferencia en comparación con los ambientes homogéneos, como son los pastizales. Marino (2010) también documentó que la tasa de agresión fue mayor en arbustales (al menos el 20% de la cobertura arbustiva) que en pastizales en guanacos hembras, y que también aumentó significativamente con el número de adultos en el grupo, como también se observó en esta tesis. Es posible que ambientes de gran heterogeneidad de especies vegetales jueguen un rol más allá de la defensa de recursos. Bank

et al. (2003), en un estudio relacionado con los sitios de apareamiento en el Parque Nacional Torres del Paine, encontraron que los guanacos usaban "vegas", hábitats que se caracterizan por una alta diversidad de plantas.

La falta de una asociación en el comportamiento y el índice EVI también fue reportada en otras investigaciones. En un estudio realizado en guanacos machos de dos poblaciones de la Patagonia, se observó que ni los comportamientos de vigilancia, de locomoción, de forrajeo ni la probabilidad de observar interacciones agresivas estuvieron relacionados con el EVI (Marino 2012). Tal vez, la falta de relación podría estar relacionada con la escala en la que se estimaron estas variables y no reflejan la escala de las respuestas conductuales. En este sentido, un mejor conocimiento del tamaño y del territorio ayudaría a estimar de manera más precisa variables relacionadas a la calidad de estos, tanto el EVI como variables estimadas en la vegetación, a fin de entender más profundamente cómo influyen en la variación del comportamiento agresivo. En este sentido, existen algunos trabajos en otras poblaciones que reportan en tamaño promedio de los territorios que podrían servir como base para reevaluar el efecto de estos atributos ambientales (Jurgensen 1985; Young & Franklin 2004a).

3.5.2 Análisis de los niveles de agresión del comportamiento agonístico

Si bien machos adultos pertenecientes a todos los grupos sociales analizados (familiares, mixtos, solteros y solitarios) realizaron comportamientos agonísticos, el nivel de agresión reportado en cada categoría social presentó variaciones. Esta diferencia podría atribuirse a la edad y a la capacidad de lucha de los individuos. Los machos solteros son comúnmente individuos jóvenes, en algunos casos recientemente expulsados de grupos familiares (Franklin 1983), y aunque podrían ser reproductivamente activos, ya que la madurez reproductiva se alcanza alrededor de los dos años (Fowler 2010), iniciar un encuentro agonístico de alta intensidad puede ser peligroso e implicar un alto costo para estos individuos (Vilá 1992). Además, los machos territoriales (familiares y solitarios) y no territoriales (solteros) podrían tener diferentes repertorios de comportamientos agonísticos debido a las diferencias en su estatus social y sus motivaciones para interacciones agresivas, ya que los machos no se vuelven territoriales hasta que tienen entre cuatro y seis años de edad (Fowler 2010). Estos resultados coinciden con los reportados en otro estudio realizado en la Patagonia (Marino 2012) en el que las interacciones agresivas más severas se observaron en machos territoriales. Para otros ungulados, también se ha determinado que individuos de diferente rango social muestran diferentes comportamientos agonísticos (Miranda de la Lama & Galindo 2007). Por ejemplo, la frecuencia de cabezazos (*butting*) aumenta con el rango social de las cabras (*Capra aegagrus hircus*; Tölü & Savaş 2007). En la gacela de bocio (*Gazella subgutturosa*), los machos no territoriales realizan mayoritariamente comportamientos de amenaza, como dirigir los cuernos hacia el oponente, y los individuos dominantes tienen encuentros agresivos más frecuentes durante el celo (Blank & Yang 2014).

A diferencia de lo esperado, los niveles de agresión no variaron entre los distintos periodos de la época reproductiva y la proporción de tiempo dedicada a los niveles bajo y medio se mantuvo en valores similares. Sólo se observaron seis casos de niveles de agresión alto que implicaron un contacto directo entre los animales, teniendo en cuenta ambas temporadas de muestreo. Esto podría implicar que estos despliegues pueden ser muy costosos energéticamente y que sólo se realizan ante situaciones extremas. Estos resultados muestran

diferencias con lo reportado en otros trabajos en camélidos sudamericanos. Por un lado, en guanacos, los comportamientos de bajo nivel de agresión, como las orejas bajas, aumentaron luego del periodo de apareamiento (Wilson & Franklin 1985). En vicuñas, se observaron frecuencias similares en los comportamientos de nivel bajo, un aumento en la frecuencia de comportamientos de nivel medio y una disminución en los comportamientos de nivel alto entre los periodos reproductivo y post-reproductivo (Vilá 1992).

La probabilidad de observar mayores niveles de agresión fue mayor en machos pertenecientes a grupos mixtos, y no en machos de grupos familiares, como había sido predicho (H2B). Es posible que este resultado esté relacionado con lo discutido previamente y que para los machos familiares sea más exitoso, realizar otro tipo de comportamientos menos costosos para defender sus territorios. En adición, la falta de una relación entre las variables relacionadas con la calidad del forraje y los niveles de agresión también podría estar relacionada con la escala a la que éstas fueran medidas, como se discutió previamente. En este sentido, se refuerza la importancia de mejorar la medición y selección de estas variables, a fin de poder evaluar estas relaciones con mayor precisión.

3.5.3 Dinámica de los sistemas de apareamiento

Los análisis y las descripciones realizadas en este capítulo sugieren que las estrategias reproductivas adoptadas por machos en la población de guanacos de La Payunia son más plásticas que lo descrito en la bibliografía (Franklin 1983). En este sentido, la poliginia en defensa de recursos sería una de las estrategias reproductivas de esta especie, y tal vez la más común y distribuida, pero no sería la única, al igual que lo que pasa en las vicuñas (Vilá 1992). Durante el periodo de parición-apareamiento, las unidades sociales más representadas fueron los grupos familiares (34%) y los machos solitarios (57%), aunque distribuidos en distintas zonas del área de estudio (figura 3.12). Porcentajes similares se encontraron en otra población migratoria en Torres del Paine (Ortega & Franklin 1995), en la que ambas unidades sociales mencionadas también se encontraron segregadas en el espacio. Tal como ocurre en La Payunia, en este área al sur de Chile, tanto los machos solitarios como los pertenecientes a grupos familiares regresan a las mismas zonas durante años consecutivos (Young & Franklin 2004a). Los autores plantean en este trabajo, que mientras que el alto potencial para el éxito reproductivo es un factor obvio que influye en que los machos territoriales de grupos familiares permanezcan en el mismo lugar, no está claro por qué más del 60% de los machos territoriales solitarios que rara vez tienen la oportunidad de aparearse (Jurgensen 1985; Young & Franklin 2004a), regresan anualmente al mismo lugar del territorio. Esta misma inquietud ha surgido durante mucho tiempo en la población de guanacos de La Payunia, aunque en este caso, existe una diferencia importante. Durante los años de muestreo, se observaron múltiples casos de machos solitarios en el Valle del Zaino, copulando con hembras solas que se desplazaban por el área. De hecho, se observó un mayor porcentaje de machos territoriales solitarios involucrados en cópulas que machos territoriales pertenecientes a grupos familiares. Las diferencias encontradas entre poblaciones sugieren que podría existir una variación en las estrategias reproductivas, y tal como se comentó en la introducción de este capítulo, podrían estar relacionadas con características ambientales, la densidad de la población y también la estructura de edades.

Los machos solitarios del Valle del Zaino son individuos adultos y vigorosos, que se encuentran relativamente agrupados en el espacio, defendiendo pequeños territorios homogéneos entre sí (ver anexo: polígonos de vegetación) y separados espacialmente de otras unidades sociales como los grupos familiares (figura 3.12). Teniendo en cuenta el éxito reproductivo observado (frecuencia de cópulas), podría plantearse que estos individuos estarían adoptando una estrategia reproductiva alternativa, ante la imposibilidad de formar grupos familiares, pero que les resulta igualmente exitosa. Considerando la descripción realizada en la introducción de este capítulo, podría evaluarse si se cumplen algunas de las premisas para poder hablar de territorios agrupados (figura 3.3; Clutton-Brock et al., 1993). Estas características son: 1) los individuos habitan ambientes donde los recursos son espacialmente impredecibles. En este sentido, el área de La Payunia se caracteriza por la ocurrencia de periodos prolongados de sequía y precipitaciones estivales torrenciales altamente localizadas (Martínez Carretero 2004). 2) Las hembras tienen grandes áreas de acción; los grupos de hembras son grandes y laxos. En un trabajo acerca de los patrones migratorios de la población de guanacos de La Payunia, se describieron las áreas de acción estacionales para machos y hembras de guanacos (Bolgeri 2016). En el caso de las hembras, estas áreas en verano rondaron entre 7,72 y 50,44 km² (Bolgeri, datos no publicados). Estos valores son mucho mayores a los descriptos en otras poblaciones del sur (0,35-1,86 km²; Moraga et al. 2014) y centro (0,08-0,23 km²; Contreras et al. 2006) de Chile. Además, en esta especie, Franklin (1983) también describió un sistema social “semi-abierto”, en el que las hembras pueden entrar y salir de distintos grupos. 3) Las poblaciones tienen altas densidades. La densidad de la población de guanacos al NE del área de estudio está estimada en más de 20 individuos/km² en el verano (Schroeder 2013), la más alta estimada en el área de estudio en todo el año.

En función a lo previamente planteado, las evidencias halladas en este trabajo son suficientes para al menos sentar las bases para discutir por primera vez acerca de la plasticidad reproductiva que posee *Lama guanicoe*. En la población de La Payunia estarían coexistiendo dos estrategias reproductivas. Por un lado, una poliginia en defensa de recursos, ampliamente descrita para esta especie y confirmada en distintas poblaciones (Jurgensen 1985; Marino 2012). Por otro lado, y en función a lo descripto, los machos solitarios de esta población estarían adoptando una estrategia territorial agrupada. Es necesario profundizar más en las investigaciones para determinar si efectivamente esta estrategia puede ser clasificada como un lek, como ocurre en otras especies de ungulados (Clutton-Brock et al. 1988; Thirgood et al. 1999; Adamczak & Dunbar 2008). Para ello, sería fundamental tener la posibilidad de poder seguir a machos solitarios y evaluar si existe una varianza reproductiva, es decir, sólo algunos de los machos monopolizan la mayoría de las cópulas en estos territorios agrupados. La posibilidad de seguir individuos en el tiempo también otorgaría información acerca de un cambio en las estrategias reproductivas adoptadas en distintas épocas. También sería interesante poder estimar la filiación paternal para estimar el éxito reproductivo de los machos territoriales solitarios y familiares (Lancot et al. 1998), sobre todo teniendo en cuenta que las hembras que copularon con machos solitarios, lo hicieron de manera consecutiva con distintos individuos.

La existencia de distintas estrategias reproductivas alternativas resulta fascinante y ha sido estudiada en múltiples especies, no sólo por la diversidad que existe, sino también, por el

potencial valor adaptativo que puede implicar para los individuos. En este sentido, se espera que este capítulo sienta las bases para estudiar más profundamente estas estrategias en distintas poblaciones de guanacos sometidas a diferentes características ambientales.

Anexo 2

Etograma de *Lama guanicoe*

Este etograma fue realizado en función a la descripción de comportamientos ya realizados por Franklin (1982, 1983); Wilson & Franklin (1985); Lucherini (1996); Taraborelli et al. (2012); Young & Franklin (2004a); Marino (2010) y observaciones propias. Sólo se tuvieron en cuenta los comportamientos realizados por machos, que fueron agrupados en 10 categorías.

Categoría I: Locomoción

Caminata: Desplazamiento lento con los cuatro miembros, manteniendo el cuello erguido y la cabeza levantada, por más de un metro de distancia.

Corrida: Desplazamiento rápido con los cuatro miembros, manteniendo el cuello erguido y la cabeza levantada, por más de un metro de distancia.

Categoría II: Forrajeo

Rumiar: Proceso de remasticación en el que el individuo mueve la mandíbula inferior de un lado hacia el otro. Puede ser de pie o echado sobre sus cuatro patas.

Forrajeo: Exploración en busca de alimento, con la cabeza por debajo de la altura de los hombros, cerca del suelo, caminando o parado en el lugar.

Alimentación: Implica cortar el alimento (ya sea pastos o arbustos) e ingerirlo.

Categoría III: Vigilancia

Atención: De pie con la cabeza y el cuello erguidos, las orejas erguidas y observando atentamente su alrededor o a otros animales en el área.

Atención echado: Se encuentra echado sobre sus cuatro miembros ubicados bajo el cuerpo, con la cabeza y las orejas erguidas, observando atentamente.

Categoría IV: Mantenimiento

Reposo/echado: Se encuentra echado sobre sus cuatro miembros ubicados bajo el cuerpo, con la cabeza erguida o apoyada sobre el suelo.

Sacudida de cabeza: Agita la cabeza hacia un lado y otro, echado o parado en el lugar.

Rascado: Con un miembro posterior rasca los lados laterales de su cuerpo hasta el cuello o la cabeza. El rascado también puede ser utilizando los dientes, sobre el lomo.

Movimiento de orejas: A partir de una posición erguida de las orejas, sacude una o ambas hacia distintos lados.

Movimiento de cola: Agita la cola hacia los costados, y a veces hacia arriba y hacia abajo.

Revuelco: Utilizan un revolcadero (porción de sustrato hundido, generalmente de tierra), yace en el suelo con los cuatro miembros hacia arriba y frota el lomo en el suelo meciéndose de un lado al otro del cuerpo.

Bostezo: El animal puede estar parado o echado, abre la boca por unos segundos.

Categoría V: Vocalización

Relincho: Llamado repetitivo de alerta ante la presencia potencial de peligro

Grito agudo: chillido agudo, tono muy alto que emite generalmente en un contexto de agresión, en el cual los animales se encuentran corriéndose en una persecución.

Categoría VI: Territorial

Defecación-orina: Se utiliza un bosteadero (acumulación de múltiples deyecciones en el mismo lugar). Olfatea y luego separa las patas posteriores para orinar y defecar.

Categoría VII: Eliminación

Defecación-orina: Comportamiento similar al territorial, pero fuera de un bosteadero.

Categoría VIII: Agonístico

Orejas bajas: Comportamiento de bajo nivel de agresión. El animal se encuentra de pie con la cabeza y el cuello erguidos, las orejas hacia atrás y observando atentamente a otros animales en el área.

Cola levantada: Comportamiento de bajo nivel de agresión. El animal se encuentra de pie o caminando, con la cabeza y cuello erguidos, y la cola levantada (perpendicular al lomo). En ocasiones, la cola puede apoyarse completamente sobre el lomo. Este comportamiento puede observarse combinado con orejas bajas.

Cabeceo: Comportamiento de bajo nivel de agresión. Movimiento rápido hacia arriba y hacia debajo de la cabeza y cuello. Suele durar unos segundos.

Corrida con la cabeza baja: Comportamiento de nivel medio de agresión. El individuo corre, o es corrido, con el cuello en línea con el lomo.

Cruce de cuellos: Comportamiento de nivel alto de agresión. Dos individuos enroscan sus cuellos, y en ocasiones es acompaña de mordeduras. Táctica para desequilibrar al oponente.

Choque de tórax: Comportamiento de nivel alto de agresión. Choque frontal de pecho a pecho entre dos individuos. Ocurre con los individuos parados sobre sus patas posteriores.

Mordida: Comportamiento de nivel alto de agresión. Incluye mordidas en distintas partes del cuerpo. Mordida en las patas delanteras para desequilibrar a un oponente o en las patas traseras de un oponente que huye. También se incluyen mordidas en el cuello.

Escupida: Comportamiento de nivel alto de agresión. Puede ocurrir con el individuo parado en el lugar o combinado con choques o corridas.

Monta: Comportamiento de nivel alto de agresión. Montura sexual de otro macho, observado en muy pocas ocasiones.

Categoría IX: Reproducción

Persecución sexual: Corrida entre un individuo macho y una hembra con la intención de copular.

Intento de monta: Un individuo macho intenta montar sin éxito a una hembra que se puede encontrar desplazándose, o quieta en el mismo sitio que el macho.

Flehmen: Generalmente ocurre luego de que el individuo olfatea el suelo o una deyección de otro individuo. Implica la retracción en los labios, que facilita la transferencia de productos químicos odorantes en el órgano vomeronasal, y la posición de la cabeza hacia el cielo, formando una especie de “U” con el cuello.

Cópula: El macho monta a la hembra. La cópula se produce en posición sentada y la duración media es de aproximadamente 12 minutos.

Categoría X: Social

Acercamiento: Un individuo se aproxima a otro caminando en su dirección, a una distancia menor al metro.

Contacto naso-nasal: Dos individuos tocan sus hocicos más de dos veces y se olfatean mutuamente.

Contacto nasal-anal: Un individuo toca con su hocico y olfatea la zona ano-genital del otro.

Contacto nasal-corporal: Un individuo toca con su hocico algún parte del cuerpo de otro individuo, como el lomo, cuello o pierna.

Polígonos de vegetación

Tabla A.2.1: Resumen de las variables estimadas en los polígonos de vegetación durante los tres periodos considerados, tanto en la temporada reproductiva 2014-2015 como 2016-2017. Durante el periodo de post-apareamiento de la temporada 2014-2015 no se realizaron transectas de vegetación ni se tomaron muestras vegetales por complicaciones logísticas. C/N: relación carbono/ nitrógeno. El porcentaje de nitrógeno y la relación carbono/nitrógeno fueron estimados en especies vegetales que forman parte de la dieta del guanaco.

Temporada	Periodo	Zona	Polígono	% Nitrógeno	C/N	EVI medio	Cobertura
2014-2015	Formación de grupos	NO	Campamento	1,54±0,14	35,72±3,51	0,057±0,001	43,67±10,79
		NO	Vaca	1,31±0,46	46,19±16,33	0,0645±0,002	56,67±8,33
		NO	Loro	1,71±0,11	32,18±1,89	0,060±0,004	45,67±14,64
		NE	Puma	0,86±0,12	63,45±9,20	0,062±0,004	59,00±10,82
		NE	Zaino	1,14±0,02	47,51±0,86	0,066±0,003	38,67±4,51
		NE	Huayquerias	1,33±0,43	45,20±16,17	0,073±0,001	58,33±9,50
	Parición-apareamiento	NO	Campamento	1,05±0,16	56,34±8,72	0,066±0,002	47,33±19,66
		NO	Vaca	0,90±0,11	58,99±6,13	0,065±0,001	62,67±0,58
		NO	Loro	0,82±0,05	65,78±4,00	0,066±0,010	62,67±4,93
		NE	Puma	1,26±0,31	46,16±13,82	0,092±0,002	76,33±5,03
		NE	Zaino	1,08±0,43	59,25±23,95	0,084±0,001	41,33±6,66
		NE	Huayquerias	1,29±0,21	42,27±7,57	0,097±0,001	69,00±4,58
	Post-apareamiento	NO	Campamento	--	--	0,077±0,013	--
		NO	Vaca	--	--	0,080±0,014	--
		NO	Loro	--	--	0,075±0,003	--
		NE	Puma	--	--	0,105±0,014	--
		NE	Zaino	--	--	0,099±0,002	--
		NE	Huayquerias	--	--	0,111±0,006	--
2016-2017	Formación de grupos	NO	Campamento	1,05±0,20	51,90±8,35	0,070±0,007	46,00±14,93
		NO	Vaca	1,32±0,66	47,75±18,49	0,076±0,008	43,00±15,87
		NO	Loro	1,29±0,10	41,60±3,14	0,074±0,001	44,33±9,81
		NE	Puma	0,91±0,12	58,60±7,24	0,082±0,003	67,00±2,00
		NE	Zaino	0,83±0,05	66,62±4,10	0,080±0,007	38,67±7,09
		NE	Huayquerias	0,77±0,09	69,40±8,36	0,085±0,002	65,67±6,03
	Parición-apareamiento	NO	Campamento	1,04±0,22	54,43±13,23	0,118±0,007	67,33±3,21
		NO	Vaca	1,03±0,16	52,35±8,72	0,131±0,008	81,00±5,57
		NO	Loro	1,09±0,14	48,20±5,55	0,120±0,016	79,33±12,42
		NE	Puma	1,04±0,21	53,45±13,82	0,106±0,005	85,67±8,14
		NE	Zaino	1,14±0,42	51,84±15,28	0,104±0,002	53,67±11,24
		NE	Huayquerias	0,97±0,05	54,19±2,96	0,114±0,011	96,67±1,53
	Post-apareamiento	NO	Campamento	1,02±0,14	51,98±6,79	0,112±0,006	46,33±10,07
		NO	Vaca	1,11±0,11	49,52±9,93	0,129±0,015	65,00±11,00
		NO	Loro	1,06±0,04	48,62±1,98	0,119±0,007	62,66±3,21
		NE	Puma	1,06±0,56	60,53±29,36	0,123±0,004	60,00±6,24
		NE	Zaino	0,83±0,20	68,28±17,65	0,123±0,043	33,67±9,07
		NE	Huayquerias	0,75±0,08	70,14±7,46	0,130±0,007	69,67±4,16

Mediante un test de diferencia de medias en un marco bayesiano (BEST), se analizaron las posibles diferencias de cada una de las variables estimadas en los polígonos de vegetación, entre la zona NO y NE en cada periodo de la época reproductiva. En el periodo de formación de grupos, se encontró que el porcentaje de nitrógeno fue mayor en el NO que en el NE, en ambas temporadas de muestreo (2014-2015: NO= 1,47%; NE= 1,07%; diferencia entre medias= 0,40; ICr= 0,11; 0,71 / 2016-2017: NO= 1,17%; NE= 0,83%; diferencia entre medias= 0,34; ICr= 0,10; 0,58). Además, durante este periodo, la relación carbono/nitrógeno fue mayor en el NE del área de estudio (2014-2015: NO= 38,84; NE= 53,82; diferencia entre medias= -13,99; ICr= -25,21; -2,74 / 2016-2017: NO= 47,47; NE= 64,82; diferencia entre medias= -17,35; ICr= -27,50; -7,01). Durante el periodo de formación de grupos, el porcentaje de nitrógeno fue mayor en el NE que en el NO, sólo durante la temporada 2014-2015 (NO= 0,94%; NE= 1,19%; diferencia entre medias= -0,25; ICr= -0,49; -0,01). El resto de las variables no mostraron diferencias entre zonas. Durante el periodo de post-apareamiento, sólo se pudieron analizar de manera completa los datos tomados durante la temporada 2016-2017. En este caso, se observó que el porcentaje de nitrógeno nuevamente fue mayor en el NO (NO= 1,08%; NE= 0,85%; diferencia entre medias= 0,23; ICr= -0,04; 0,48) y la relación carbono/nitrógeno fue mayor en el NE (NO= 50,01; NE= 66,61; diferencia entre medias= -16,61; ICr= -32,14; -0,66). El resto de las variables no mostraron diferencias.

Además, se analizaron las diferencias de cada variable estimada en los polígonos de vegetación a lo largo de la época reproductiva, aplicando modelos lineales mixtos, utilizando al polígono como una variable aleatoria y al periodo y el año de muestreo, como variables fijas. Se analizó cada zona por separado debido al bajo n de muestreo. En la zona NE, el porcentaje de nitrógeno fue mayor en el periodo de parición-apareamiento, con respecto al periodo de formación de grupos, y fue menor en la segunda temporada de muestreo (tabla A.2.2). En cambio, en el NO, esta variable fue menor en el periodo de parición-apareamiento y post-apareamiento, con respecto al periodo de formación de grupos, y no se encontraron diferencias entre años (tabla A.2.2). Para la relación carbono/nitrógeno, se encontró que en la zona NE, no se observaron diferencias ni entre periodos ni años de muestreo, mientras para en el NO, se observó una mayor relación en el periodo de parición apareamiento (tabla A.2.2). Para el índice EVI, los resultados fueron similares en ambas zonas. Este índice fue mayor en el periodo de parición-apareamiento y post-apareamiento con respecto a la formación de grupos, y además, fue mayor en la temporada de muestreo 2016-2017 (tabla A.2.2). Por último, resultado del porcentaje de cobertura también fueron similares en ambas zonas. Esta variable fue mayor en el periodo de parición-apareamiento y en la segunda temporada de muestreo (A.2.2).

Tabla A.2.2: Resultados de modelos lineales mixtos para explicar la variación en las variables ambientales estimadas en los polígonos de vegetación. Se presentan la estimación de los parámetros y los intervalos de credibilidad del 95% entre paréntesis. Se puede suponer un efecto estadísticamente significativo de un factor si el cero no está incluido en el ICr del 95% o si la diferencia de medias entre las estimaciones comparadas es superior a 0,95. Estos casos se presentan en negrita.

Variable: nivel	Nitrógeno		Carbono/Nitrógeno		EVI		Cobertura	
	NE	NO	NE	NO	NE	NO	NE	NO
Intercepto	1,06 (0,93;1,19)	0,26 (0,15;0,37)	55,37 (48,89;61,70)	44,24 (38,99;49,52)	-17,73 (-20,39;-15,09)	0,04 (0,04;0,06)	49,30 (29,41;68,96)	43,06 (33,75;52,31)
Periodo: parición- apareamiento ^a	0,15 (-0,15;0,32)	-0,26 (-0,39;-0,13)	-6,39 (-14,62;1,78)	11,32 (5,16;17,42)	0,02 (0,02;0,03)	0,03 (0,01;0,04)	15,91 (10,62;21,23)	20,12 (12,40;27,88)
Periodo: post- apareamiento ^a	-0,01 (-0,27;0,26)	-0,15 (-0,33;0,02)	4,77 (-7,89;17,36)	6,05 (-2,40;14,47)	0,04 (0,03;0,04)	0,03 (0,02;0,05)	-5,58 (-12,68;1,46)	7,91 (-2,61;18,42)
Año: 2016 ^b	-0,17 (-0,35;0,01)	-0,04 (-0,17;0,09)	6,18 (-2,35;14,60)	-0,39 (-6,45;5,78)	0,01 (0,01;0,02)	0,04 (0,03;0,05)	10,84 (5,50;16,24)	7,06 (-0,81;15,15)

^a Nivel de referencia: formación de grupos

^b Nivel de referencia: temporada 2014-2015

Capítulo 4: El rol de los glucocorticoides y los andrógenos en la sociabilidad y su influencia sobre el comportamiento agonístico



4.1 Introducción

4.1.1 Las hormonas y la estacionalidad

La endocrinología es la rama de la fisiología animal encargada del estudio de las hormonas. Las hormonas son los mensajeros químicos por excelencia, sintetizados por órganos específicos llamados glándulas, que regulan gran cantidad de procesos fisiológicos, muchos de ellos sumamente complejos e interrelacionados entre sí (Norris & Carr 2013). Las hormonas también desempeñan un rol clave en la comunicación e integración de la información necesaria para la regulación de los atributos inherentes al ciclo de vida. Regulan actividades como el metabolismo, el crecimiento, el sistema inmune, el comportamiento, la reproducción, la migración, la dispersión, la muda, entre muchos otros procesos, siendo uno de los factores determinantes de la variación en los rasgos fenotípicos de los individuos (Moberg 2000; Nelson & Kriegsfeld 2000; Goodson & Bass 2001).

La diversidad en la regulación de las hormonas y el comportamiento es muy amplia (Norris & Carr 2013). Por ejemplo, el contexto en el que se encuentra un individuo, como la densidad de la población, el momento del día, el status social y las interacciones con otros individuos, pueden influenciar su sistema endócrino y como resultado, generar cambios en el comportamiento. A su vez, el comportamiento (ya sea el de un individuo o el de otros a su alrededor) también puede ser procesado por el cerebro e influir en el estado endócrino de un organismo. Por lo tanto, las concentraciones de cualquier hormona en particular que circula en el sistema de un individuo puede variar en períodos cortos de tiempo y puede reflejar variación diaria y/o respuestas facultativas al estado ambiental experimentado por el organismo (Wilsterman et al. 2018).

Las respuestas endócrinas a corto plazo a menudo se superponen con los cambios hormonales que ocurren durante períodos de tiempo más prolongados (semanas–meses). Estos cambios hormonales a largo plazo facilitan los comportamientos adaptativos apropiados para la etapa del ciclo de vida en la que se encuentra un individuo, como por ejemplo, el cortejo durante la temporada reproductiva (Wilsterman et al. 2018). Muchos organismos que viven en ambientes de estacionalidad marcada han desarrollado mecanismos endócrinos y de comportamiento que contribuyen adaptativamente a predecir, explotar, enfrentar y/o escapar a factores asociados con las próximas estaciones (Wilsterman et al. 2018).

Uno de los ejes centrales del sistema endócrino de los vertebrados está representado por el eje hipotalámico-hipofisario (eje HH), que regula numerosas vías fisiológicas cruciales (Norris, 1997; Sheriff et al., 2011), entre las que se destacan funciones reproductivas y de regulación de procesos de estrés y balance energético. El eje HH constituye una compleja vía endócrina de influencias directas e interacciones retroalimentadas entre el hipotálamo, una parte del sistema nervioso central, y la hipófisis, una glándula localizada bajo el hipotálamo (Sheriff et al., 2011). Estas dos estructuras secretan numerosas hormonas que interactúan a su vez con otras glándulas y con sus respectivos tejidos blanco. Las interacciones homeostáticas finas entre estos dos órganos y las glándulas adrenales constituyen el eje Hipotalámico-Hipofisario-Adrenal (HHA), una parte esencial del sistema que controla las reacciones al estrés y regula varios procesos del organismo como la digestión, la reproducción, el sistema inmune,

las emociones, la conducta sexual y el metabolismo energético. Esta interacción produce la liberación de glucocorticoides por parte de la glándula adrenal. Por su parte, la interacción entre el eje HH y las gónadas representa el eje Hipotalámico-Hipofisiario-Gonadal (HHG), que se encuentra relacionado con la reproducción y los comportamientos asociados (figura 4.1). La activación de las gónadas produce la liberación de hormonas esteroideas, tales como andrógenos (testosterona), estrógeno y progesterona (Norris & Carr 2013).

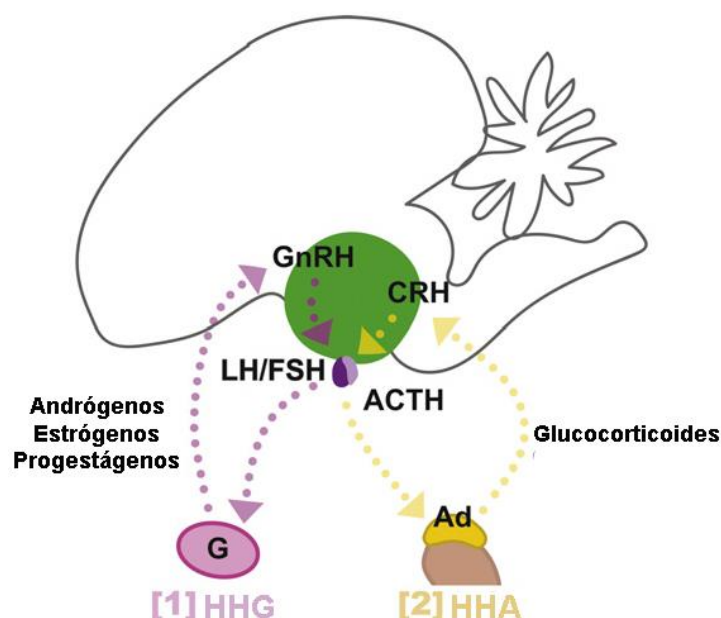


Figura 4.1: Esquema básico de los ejes Hipotalámico-Hipófisis-Gonadal (HHG) e Hipotalámico-Hipófisis-Adrenal (HHA) (tomado de Wilsterman et al. 2018). Ambos ejes contribuyen significativamente a los comportamientos y la fisiología estacionales. [1] Eje HHG; los estímulos ambientales y fisiológicos causan que la hormona liberadora de gonadotropina (GnRH) en el área preóptica (POA) del hipotálamo sea liberada a la glándula hipófisis (flecha violeta punteada). Las hormonas luteinizante y la hormona folículo estimulante (LH y FSH) son liberadas por la hipófisis y transportadas en la sangre a las gónadas (G), causando la activación gonadal. Las gónadas producen andrógenos, estrógenos y progestágenos, que afectan la fisiología y el metabolismo directamente y también retroalimentan al cerebro para influir en el comportamiento y la fisiología. [2] Eje HHA; varios estímulos causan que el factor liberador de corticotropina (CRH) en el hipotálamo sea liberado a la glándula hipófisis (flecha amarilla punteada). La hormona adrenocorticotrópica (ACTH) liberada por la hipófisis es transportada en la sangre a la glándula suprarrenal (Ad) en los riñones, causando la liberación de los glucocorticoides, incluyendo cortisol y/o corticosterona, dependiendo de la especie. Los glucocorticoides tienen efectos directos sobre los órganos periféricos y también retroalimentan el cerebro para influir en el comportamiento y la fisiología. El cerebro representado es aviar, pero los ejes son los mismos en mamíferos y otros vertebrados.

4.1.2 El rol de los glucocorticoides en la sociabilidad

4.1.2.1 La concepción de estrés y el modelo de alcance reactivo

El estrés como concepto ha resultado problemático a la hora de definirlo claramente en biología. La raíz de esta falta de claridad suele estar ligada a que el concepto ha sido excesivo y ambiguamente utilizado, o bien, mal definido y generalmente considerado indeseable. Romero et al. (2009) identificaron que el conflicto con las definiciones de estrés se origina en dos problemas principales. El primero es que el término estrés ha llegado a abarcar de manera poco clara a tres conceptos relacionados: los estímulos (internos y externos) que causan estrés, las respuestas fisiológicas y comportamentales activadas a raíz de esos estímulos y las consecuencias patológicas de la sobreestimulación de las respuestas (Romero 2004). Parte del problema de la definición de "estrés" se explica por el hecho de referirse a los estímulos como estresores, las respuestas de emergencia como la respuesta al estrés, y la excesiva estimulación de las respuestas de emergencia como el estrés crónico. La segunda limitación deriva de la confusión para definir rigurosamente estos tres conceptos. En muchos casos, un estresante se define como un estímulo que inicia una respuesta al estrés y una respuesta fisiológica o de comportamiento se considera estresante si se inicia en respuesta a un factor de estrés (Romero et al. 2009). Estas definiciones son circulares y el problema también radica en determinar cuándo una respuesta de estrés presumiblemente beneficiosa se convierte en patológica. El intento más común de resolver este dilema ha sido definir estresores como estímulos que perturban o amenazan interrumpir la homeostasis (Chrousos & Gold 1992), pero el concepto de homeostasis también tiene sus propias limitaciones (Schulkin 2003). Una definición más exitosa, y la más utilizada en la actualidad, es que los estresores son estímulos impredecibles y/o incontrolables por el organismo (Levine & Ursin 1991).

A partir de esta controversia, McEwen & Wingfield (2003) introdujeron el concepto de alostasis en un intento de redefinir el concepto de estrés e integrar evidencias ecológicas con la fisiología. La alostasis comprende a los diversos cambios y fluctuaciones que se producen en los individuos a lo largo de rangos temporales diarios o anuales, que permiten a los organismos mantener sus parámetros fisiológicos en niveles compatibles con la supervivencia y contribuyendo de este modo y de manera directa a los ajustes homeostáticos (McEwen & Wingfield 2003). Dicho de otra manera, la alostasis es el proceso de mantener la estabilidad (homeostasis) a través del cambio tanto en estímulos ambientales como en mecanismos fisiológicos. Este proceso explica los ajustes fisiológicos diarios y estacionales (denominados estados alostáticos) que mantienen parámetros fisiológicos, como por ejemplo la glucosa en la sangre, dentro de intervalos estrechos de mantenimiento de la vida. De esta manera, la homeostasis, se refiere al mantenimiento de estos parámetros fisiológicos, mientras que, la alostasis, hace referencia a los mecanismos fisiológicos que mantienen esa homeostasis (vía mediadores alostáticos). En consecuencia, es posible trazar una diferencia entre las variables fisiológicas (que se mantienen constantes) y los mediadores (que varían para mantener la constancia). Este modelo permite además tener en cuenta dos dimensiones separadas en las que los cambios pueden estar asociados a los cambios ambientales del entorno con los que el individuo debe enfrentarse, o bien, a cambios en la historia de vida del animal, propios del ciclo y la ontogenia de cada especie (McEwen & Wingfield 2003; Romero et al. 2009). Hacer frente a estos cambios, en cada una de sus dimensiones, implica mecanismos y demandas de intensidades diferentes. Es importante destacar que los cambios ambientales y de la historia

de vida pueden ser aditivos implicando que un animal responda más intensamente si existen múltiples cambios, como por ejemplo una sequía (cambio del ambiente) que ocurre durante la preñez (cambio en el ciclo del animal; Romero et al. 2009).

La base conceptual de la alostasis y de una idea de estabilidad a través del cambio (McEwen 2000; Schulkin 2003), es un marco teórico que puede integrar las demandas metabólicas de los estados normales de vida (ciclo de vida predecibles) y las causadas por perturbaciones del medio ambiente (impredecibles). Además, la alostasis permite un continuo de respuestas que incluye la capacidad de anticipar el cambio ambiental y asumir una etapa de la historia de vida antes de que el ambiente cambie, mientras que la homeostasis clásica resulta en ajustes de morfología, fisiología y comportamiento después de que el ambiente ha cambiado o cambia (aclimatación). Los cambios en la respuesta a lo impredecible son también parte de este continuo y por definición debe suceder después del hecho (una forma de aclimatación). Sabemos que los mecanismos homeostáticos cambian a lo largo del ciclo de vida, pero el modelo de la alostasis incluye componentes impredecibles que son potencialmente estresantes y las demandas de los cambios anticipatorios en la etapa de la historia de vida antes del cambio en el ambiente. También es muy importante tener en cuenta que ningún individuo experimenta el medio ambiente de la misma manera que otro, a pesar de que pueden estar en un mismo contexto. Por ejemplo, los territorios pueden diferir en calidad y atributos físicos, el estatus social puede variar, un individuo puede tener una mayor carga parasitaria que otro, o puede haber sufrido una lesión prolongada, y además difieren genéticamente. Un territorio puede ser más susceptible a los depredadores o a un patógeno que impacta sobre el suministro de alimentos (McEwen & Wingfield 2003; Romero et al. 2009).

Recientemente, Romero et al. (2009), postularon un modelo conceptual llamado el Modelo de Alcance Reactivo (*Reactive Scope Model*, figura 4.2), en el que se rescataron las principales fortalezas del Modelo Alostático (McEwen & Wingfield 2003), evitando la mayor cantidad de debilidades que este modelo posee. Esta propuesta conceptual integra de manera clara la alostasis, la homeostasis y el estrés, a través del modelado de mediadores fisiológicos, que son específicamente los mediadores homeostáticos discutidos por McEwen (2000) y McEwen & Wingfield (2003). Estos incluyen cambios en el comportamiento, cambios en el sistema nervioso central, mediadores de la función inmune, mediadores del eje HHA y cambios en la función cardiovascular, entre otros. Los valores de los mediadores fisiológicos pueden distribuirse en cuatro rangos. El primero se denomina rango de *Homeostasis Predictiva*, que consiste en el rango circadiano y estacional normal del mediador, es decir, al rango de valores que abarca las respuestas iniciadas en anticipación a los desafíos predecibles (Romero et al. 2009). El segundo intervalo se denomina *Homeostasis Reactiva* y consiste en incrementos por encima del rango circadiano normal que sirven para reestablecer la homeostasis. Específicamente, se refiere al rango de niveles del mediador fisiológico que se necesitan para contrarrestar los cambios impredecibles en el medio ambiente. Este rango es equivalente a lo que clásicamente se llamó la *respuesta al estrés* (Romero et al. 2009). La combinación de los rangos de Homeostasis Predictiva y Reactiva establece el alcance reactivo normal para un individuo y define sus limitaciones fisiológicas. El tercer rango se denomina *Falla Homeostática* y ocurre cuando un mediador fisiológico se encuentra por debajo del límite inferior de la homeostasis predictiva y los procesos fisiológicos que mantiene los mediadores fisiológicos no se pueden sostener. La consecuencia de una falla homeostática es la muerte (Romero et al.

2009). Cuando un mediador fisiológico supera el rango superior de la Homeostasis reactiva, entra a un cuarto rango denominado la *Sobrecarga Homeostática*. El mediador fisiológico puede entrar en la Sobrecarga Homeostática, pero no puede mantenerse en este rango sin que el mediador cause una interrupción fisiológica en sí mismo. Esencialmente, cuando el mediador fisiológico entra en este rango, el propio mediador se convierte en un problema (por lo tanto, patológico). Un ejemplo son las respuestas conductuales y cardiovasculares a largo plazo a los factores estresantes que dan lugar a la enfermedad cardiovascular (Sapolsky 2001). En general, estos problemas no causan la muerte inmediata, sino que pueden causar enfermedades con el tiempo que podrían resultar en la muerte (Romero et al. 2009).

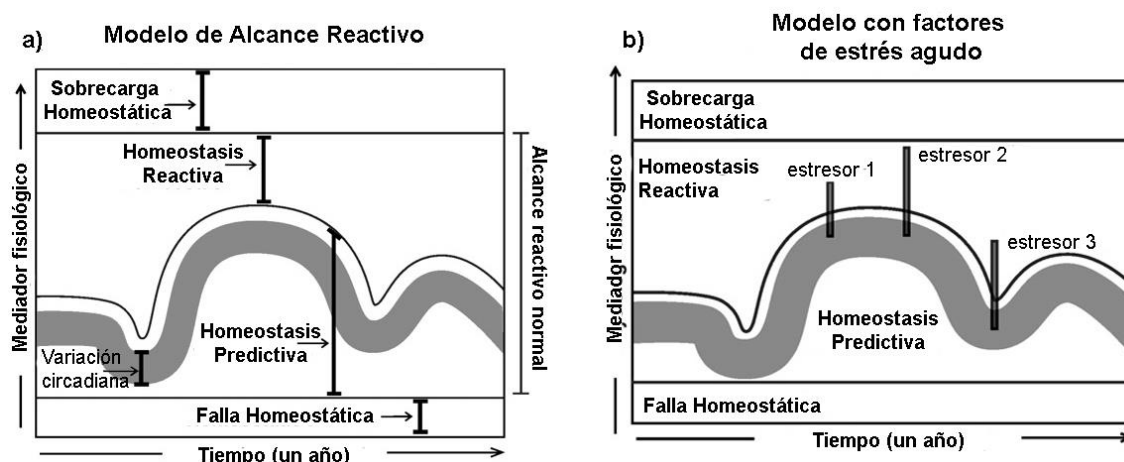


Figura 4.2: (Tomado de Romero et al. 2009.) a) Descripción del modelo de alcance reactivo. Se presentan las concentraciones de diferentes mediadores fisiológicos a lo largo del tiempo. Estas concentraciones se manifiestan a lo largo de cuatro rangos. El rango más bajo representa niveles que son demasiado bajos para mantener la homeostasis y se denomina *Falla Homeostática*. El nivel mínimo requerido forma un umbral que no cambia con el tiempo. Por encima de este umbral está el rango de *Homeostasis Predictiva* que varía de acuerdo a los cambios predecibles del ciclo de vida. La variación circadiana en los niveles se representa como una barra gris. El rango de *Homeostasis Predictiva* varía dependiendo de las demandas del ciclo de vida, y por lo tanto cambia estacionalmente. El rango predictivo se extiende ligeramente por encima del pico circadiano en cada estación para abarcar eventos diarios predecibles, como la búsqueda de alimento. Por encima del rango de *Homeostasis Predictiva* está el rango de *Homeostasis Reactiva*, que representa los niveles del mediador fisiológico necesarios para mantener la homeostasis después de un evento impredecible que pone en riesgo la homeostasis. Los rangos de *Homeostasis Predictiva* y *Reactiva* forman el *alcance reactivo normal* para ese mediador fisiológico. El límite superior para el rango de homeostasis reactiva es la concentración donde el mediador comienza a causar daño, y se denomina *sobrecarga homeostática*. Se presume que el umbral entre la homeostasis reactiva y la *sobrecarga homeostática* no cambia de forma diaria o estacional. b) Una representación gráfica de la respuesta a los factores de estrés. Cada línea negra vertical representa tanto un aumento rápido del mediador fisiológico en el rango de *Homeostasis Reactiva* para mantener la homeostasis frente a un factor estresante, como una disminución rápida en el mediador una vez que el factor estresante ha terminado. El *estresor 2* es un estresor más fuerte que el *1* y por lo tanto requiere una respuesta más intensa para mantener la homeostasis. Los factores de estrés *2* y *3* son de intensidad equivalente, pero ocurren en diferentes momentos del año. En consecuencia, el mediador fisiológico se encuentra en diferentes niveles en el rango de *Homeostasis Predictiva*, por lo que es probable que el factor estresante *2* desencadene una respuesta del mediador que alcance al rango de *Sobrecarga Homeostática*.

4.1.2.2 El rol de los glucocorticoides en la sociabilidad

El entorno social es una de las fuentes principales de estímulos que puede inducir una respuesta fisiológica al estrés. Tanto en animales sociales como no sociales, la frecuencia y el tipo de interacción con sus conespecíficos, así como el estatus en las especies sociales, pueden afectar la actividad del eje HHA (Creel et al. 2013). Durante la temporada reproductiva, los machos compiten por el acceso a las hembras y mantienen intensas interacciones agonísticas. Estas interacciones determinan el estatus social y, en consecuencia, el éxito reproductivo de los animales. Finalmente, estas relaciones aumentan directamente la demanda energética y los niveles de glucocorticoides (Goymann & Wingfield 2004). Además, en especies sociales que viven en grupos, es común encontrar rangos de dominancia entre los individuos. De esta manera, la posición de un individuo dentro de una jerarquía de dominancia puede tener grandes efectos sobre el éxito reproductivo, ya que su estatus social puede otorgar prioridad en el acceso de cópulas, alimentos y otros recursos (Creel et al. 2013). Dados los claros beneficios de encontrarse en un estado de dominancia social, muchos de los primeros estudios sobre la agresión, el rango y las respuestas fisiológicas a las interacciones sociales se basaron en la hipótesis de que el bajo estatus social es estresante. Las primeras investigaciones sobre roedores y primates cautivos apoyaron esta hipótesis (Bronson & Eleftheriou 1964; Louch & Higginbotham 1967; Manogue et al. 1975). Estas hipótesis recibieron el nombre de “Estrés de subordinación” (*stress of subordination*; Creel et al. 2013).

En investigaciones pioneras acerca del estrés social en especies silvestres, se encontró que individuos macho subordinados del babuino de Anubis (*Papio anubis*) eran más susceptibles de sufrir estrés fisiológico que los dominantes y presentaban altos niveles crónicos de glucocorticoides (Sapolsky 1982, 1983) y por ello, eran más propensos a desarrollar patologías que los machos dominantes (Sapolsky & Spencer 1997; Sapolsky et al. 1997). Además, Sapolsky (1992) sugirió que la relación entre las concentraciones de glucocorticoides y el estatus social dependía de la estabilidad o inestabilidad de las jerarquías de los babuinos. En estructuras jerárquicas estables, los niveles de glucocorticoides de los subordinados eran más altos que los niveles de glucocorticoides de los babuinos de alto rango, pero este patrón se invirtió durante los períodos de inestabilidad social. Los primeros resultados de Sapolsky de los babuinos silvestres apoyaron lo encontrado en los estudios de laboratorio (por ejemplo, Manogue et al. 1975), es decir, que los subordinados son generalmente más propensos a sufrir estrés social que los dominantes. Más importante aún, estos estudios destacaron el papel que tiene la estabilidad social en los niveles de glucocorticoides en algunas especies.

En la actualidad, el uso de técnicas no-invasivas para determinar los niveles hormonales en la naturaleza permitió investigar la relación entre el estatus social y el estrés en un gran número de poblaciones silvestres (Cavigelli 1999; Creel 2005; Sheriff et al. 2011; Ovejero et al. 2016). Los avances en el uso de esta metodología permitieron postular una relación inversa a la establecida, es decir que el estrés social tendría una mayor influencia en los animales dominantes (Creel et al., 1996). Aún más, en algunas especies de aves de cría cooperativa, los individuos dominantes y subordinados suelen presentar niveles similares de glucocorticoides (por ejemplo, Mays et al. 1991; Wingfield et al. 1991; Malueg et al. 2009). En conjunto, estos estudios demuestran que el rango social tiene efectos importantes sobre los glucocorticoides en las especies sociales, pero que los patrones difieren entre los taxones y pueden variar con la

estabilidad y el tipo de jerarquía (Creel et al. 2013). En este sentido, Sapolsky (2005) revisó cuáles eran las condiciones bajo las cuales el estrés social era más fuerte para individuos subordinados o dominantes y sugirió que existen varias condiciones sociales o rasgos individuales que promueven las diferencias en los patrones de glucocorticoides relacionados con el estatus social, tales como la inequidad de recursos, el mantenimiento del rango de dominancia, la estabilidad de los rangos sociales, las estrategias de adaptación de los subordinados, mecanismos de evitación de los dominantes, uso de estrategias alternativas por parte de los subordinados y estrés del apareamiento de los individuos dominantes, entre otros.

El modelo de alcance reactivo resulta una herramienta útil para explicar la modulación de los glucocorticoides en función al estatus social (Romero et al. 2009). El costo de mantener los mediadores fisiológicos disminuye el alcance reactivo que eventualmente resulta en una Sobrecarga Homeostática. Las relaciones dominantes/subordinados pueden ser representadas en la figura 4.3. La condición de subordinado puede indicarse con un umbral más bajo entre la homeostasis reactiva y la sobrecarga homeostática, en un caso en el que el subordinado es más susceptible a los factores de estrés social que el dominante (los umbrales pueden invertirse para las especies en las que el dominante es más susceptible). Esta diferencia en los umbrales significa que el subordinado tiene alcance reactivo más estrecho y es más vulnerable a entrar en Sobrecarga Homeostática. Las consecuencias patológicas del estrés social presentadas anteriormente (Sapolsky 2005) coinciden con las consecuencias de tener mediadores de estrés en el rango de sobrecarga homeostática. Además, una respuesta de estrés futura equivalente permanecerá dentro del rango de Homeostasis Reactiva para el individuo dominante, pero alcanzará el rango de Sobrecarga Homeostática en el subordinado. Una predicción del modelo del Alcance Reactivo es que el subordinado también será más vulnerable a otros factores de estrés no sociales (Romero et al. 2009).

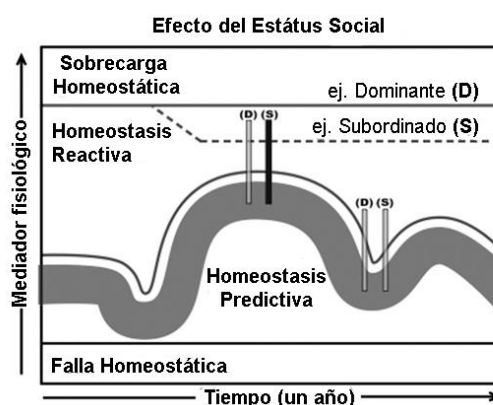


Figura 4.3: (Tomado de Romero et al. 2009). El estatus social altera el umbral entre la Homeostasis Reactiva y la Sobrecarga Homeostática, teniendo el subordinado un umbral más bajo. Cada pico representa un aumento y una disminución idénticos en la concentración/nivel del mediador fisiológico. Esta respuesta cruza el rango de sobrecarga homeostática en el subordinado pero no en el dominante. Sólo el subordinado mostrará patología. El subordinado también puede ser más susceptible en ciertas épocas del año, de manera que cuando la concentración/nivel del mediador fisiológico se encuentra en una parte más baja del rango de la Homeostasis Predictiva, las respuestas equivalentes al factor estresante no cruzan la Sobrecarga Homeostática. Nótese que en algunas especies, el estatus social más sensible puede ser el dominante.

4.1.3 El rol de los andrógenos en la sociabilidad

La testosterona es una hormona esteroidea que presenta numerosas funciones entre los vertebrados. Es responsable de la espermatogénesis, la expresión de algunos caracteres sexuales secundarios y la activación de comportamientos sexuales (Nelson & Kriegsfeld 2000; Becker & Breedlove 2002; Norris & Carr 2013). Clásicamente, esta hormona también ha sido relacionada con el comportamiento agresivo, y un gran número de investigaciones, sobre todo en aves, sugiere que la variación en los niveles de testosterona circulante durante la temporada reproductiva está más estrechamente relacionada con la agresión masculina en los contextos reproductivos que con los cambios en la fisiología reproductiva (Wingfield et al. 1990). Estas investigaciones han sido formalizadas en el trabajo realizado por Wingfield et al. (1990) bajo el nombre de la “Hipótesis del Desafío” (*The Challenge Hypothesis*). Esta hipótesis plantea que los niveles de testosterona aumentan durante la época reproductiva, desde concentraciones basales de la época no reproductiva a niveles basales ligeramente más altos en la época reproductiva (figura 4.4). Estos niveles son suficientes para la fisiología reproductiva normal y el comportamiento, pero se mantienen muy por debajo del máximo fisiológico, y tienen poco o ningún efecto estimulante sobre la agresividad masculina y el comportamiento paternal. Esta hipótesis también establece que los patrones temporales de los niveles de testosterona dentro de la época reproductiva pueden diferir entre especies, teniendo en cuenta el nivel de cuidado paternal y el sistema de apareamiento (Wingfield et al. 1990).

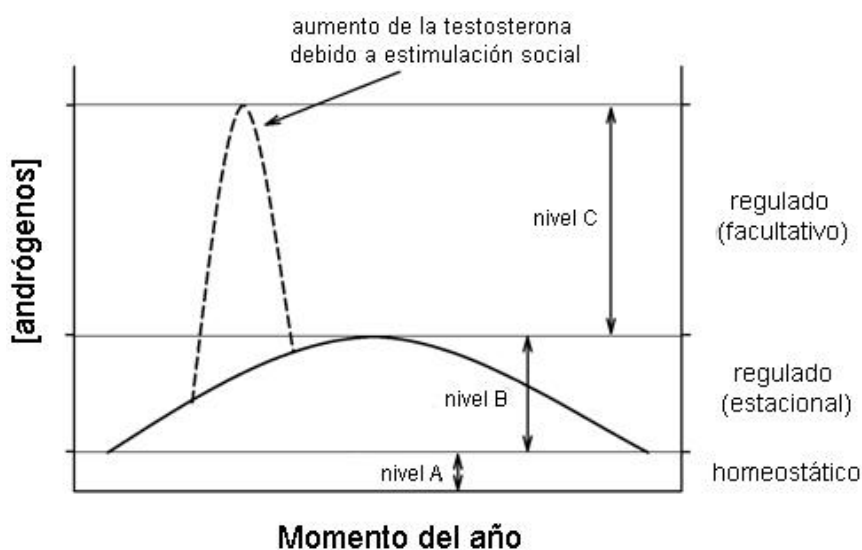


Figura 4.4: Representación gráfica del modelo de 3 niveles de andrógenos postulado en La Hipótesis del Desafío para aves. Tomado de Goymann et al. (2007). El nivel A representa los niveles basales de andrógenos durante la época no reproductiva. El nivel B representa los niveles basales de andrógenos durante la época reproductiva inducida por señales ambientales, como un aumento de duración del día. El nivel B es suficiente para la espermatogénesis, así como para la expresión de caracteres sexuales secundarios y conductas reproductivas. El Nivel C representa el máximo de testosterona fisiológica que se puede alcanzar durante las interacciones con otros machos o hembras receptivas. El aumento de los niveles A a B se producen estacionalmente al inicio de la temporada de reproducción, mientras que el aumento del Nivel B al Nivel C es facultativo, es decir, que sólo es provocado por estimulación social o desafíos durante la temporada reproductiva.

En sistemas de apareamiento con altos niveles de cuidado paterno (típicos de sistemas monogámicos), los niveles de testosterona deberían aumentar por encima de los niveles basales de la época reproductiva, sólo cuando la agresión es desencadenada por machos desafiantes o por el apareamiento. En contraste, los niveles de testosterona en los sistemas de apareamiento con poco cuidado paterno (típico de sistemas poligínicos) deberían elevarse hasta cerca del máximo fisiológico y permanecer altamente elevados durante la temporada reproductiva, lo que facilitaría el comportamiento apropiado para la competencia entre machos. En consecuencia, en estas especies, los niveles de testosterona deberían responder débilmente (si es que lo hacen) a machos agresivos o hembras receptivas, porque la testosterona ya está en o cerca del máximo efectivo. De esta manera, la Hipótesis del Desafío predice que los machos de especies monógamas que proveen cuidado parental muestran un mayor cambio en los niveles de andrógenos circulantes que los machos en los sistemas poligínicos, que mantienen los niveles máximos de andrógenos a lo largo de la estación reproductiva (Wingfield et al. 1990).

Desde su postulación, la hipótesis del desafío ha sido modificada para incorporar nuevas variables y fuentes de variación en los niveles de testosterona y variaciones en los ciclos de vida entre especies (Goymann et al. 2007; Lynn 2008). Esta hipótesis ha sido testeada principalmente en aves, donde se han encontrado una variedad de evidencias a favor (Wingfield et al. 1990; Hirschenhauser & Oliveira 2006). También se han realizado estudios en otras especies de vertebrados, aunque los resultados de estas investigaciones han sido diversos y no en todos los casos se ha encontrado apoyo a esta hipótesis (Hirschenhauser & Oliveira 2006). En mamíferos, los estudios que reportaron resultados a favor de la Hipótesis del Desafío se han centrado en el grado de respuesta de los andrógenos en machos, a las interacciones sexuales y agresivas (Cavigelli & Pereira 2000; Buck & Barnes 2003; Goymann et al. 2003; Muller & Wrangham 2004a; Soto-Gamboa et al. 2005). Por ejemplo, Cavigelli & Pereira (2000) reportaron que en el lémur de cola anillada (*Lemur catta*), los valores de testosterona no se correlacionaron con tasas de agresión durante la época pre-reproductiva, mientras que en la estación reproductiva, estas variables se correlacionaron positivamente. En otro estudio realizado en ardillas del ártico (*Spermophilus parryi*), una especie poligínica territorial, se encontraron correlaciones similares a las observadas en lémures, entre los niveles de testosterona y los encuentros agresivos, dentro y fuera de la estación reproductiva (Buck & Barnes 2003).

Sin embargo, la compleja organización social de algunas especies de mamíferos parece haber resultado en patrones variables de testosterona (Creel et al. 1993; Lynch et al. 2002). Por ejemplo, estudios realizados en la mangosta enana (*Helogale parvula*), una especie con cuidado paternal, no se cumplió la predicción planteada por la Hipótesis del Desafío, que establece que los niveles de andrógenos deben elevarse por encima de la línea de base de la reproducción sólo durante los períodos de apareamiento o agresión. Por el contrario, en esta especie se observó que los niveles de testosterona no aumentaron durante la época reproductiva y tampoco se correlacionaron que las tasas de agresión (Creel et al. 1993).

Como se mencionó previamente, la Hipótesis del Desafío ha sido ampliamente testeada en aves y otras especies de vertebrados. En mamíferos, particularmente en ungulados, los estudios son mucho más escasos. Sin embargo, estas especies representan un buen modelo

para estudiar las relaciones entre los andrógenos y su influencia sobre el comportamiento, ya que son especies de vida larga (Gaillard et al. 1998) con una gran variedad de sistema de apareamiento (Jarman 1983; Clutton-Brock 1989b), donde muchas veces el acceso a las hembras está determinado por el rango social (Clutton-Brock et al. 1982; Hogg 1984, 1987; McElligott et al. 2001).

4.1.4 Métodos invasivos y no invasivos

En el pasado, la concentraciones de las hormonas se ha cuantificado típicamente en sangre (por ejemplo, Harlow et al. 1990; Widmaier et al. 1994; Wingfield et al. 1994a; Hood et al. 1998; Gregory & Schmid 2001; Mathies et al. 2001). Los análisis de sangre (suero o plasma) miden el nivel de hormonas disponibles para desencadenar respuestas biológicas en el animal (Wingfield et al. 1994a; Washburn et al. 2002). Sin embargo, el uso de medidas de sangre es restrictivo para muchas especies porque los animales típicamente deben ser capturados primero, comprometiendo principalmente una evaluación precisa de los niveles de glucocorticoides, que pueden elevarse por efecto de la captura (Hamilton & Weeks Jr. 1985; Le Maho et al. 1992; Cook et al. 2000).

En las últimas décadas, se produjo un avance sustancial en la elaboración de nuevas técnicas no invasivas para determinar las concentraciones de hormonas esteroideas a partir de otras matrices, como por ejemplo heces (Wingfield et al. 1994a; Wasser 2000), orina (Creel, 2001, saliva (Lutz et al., 2000; Pearson et al., 2008), pelos (Koren et al., 2002, 2008) y plumas (Bortolotti et al., 2009). En el caso de la colecta de heces, la metodología resulta particularmente útil porque las muestras pueden obtenerse fácilmente sin molestar a los animales de estudio, los individuos pueden ser identificados y no ponen al animal en peligro durante la captura (Wasser 2000; Millspaugh et al. 2002; Möstl & Palme 2002). Además, éstas pueden recogerse a intervalos regulares a lo largo del tiempo. En el caso de los glucocorticoides, las técnicas no invasivas pueden proporcionar una evaluación precisa de la demanda energética sin el sesgo de los aumentos inducidos por la captura (Harper & Austad 2000; Millspaugh et al. 2001; Touma & Palme 2005). Además, los ensayos de metabolitos de hormonas fecales reflejan un nivel medio de glucocorticoides circulantes durante un período de tiempo, en lugar de una muestra puntual, y por lo tanto pueden proporcionar una evaluación más precisa de los niveles de glucocorticoides a largo plazo (Harper & Austad 2000).

El paralelismo existente entre las mediciones de metabolitos fecales de cortisol y los cambios en la concentración en sangre, fue demostrada en rumiantes, a través de estimulación con ACTH exógena (Miller et al. 1991; Mostl et al. 2002; Palme 2005), o supresión de la liberación de cortisol con inyecciones de dexametasona (Palme et al. 1999). Este método demostró su utilidad para evaluar la actividad adrenocortical de rumiantes domésticos como caprinos, bovinos, ovinos y camélidos sudamericanos domésticos (Palme et al. 1999; Mostl et al. 2002; Pesenhofer et al. 2006; Arias et al. 2013), y rumiantes silvestres, como por ejemplo en muflón canadiense (*Ovis canadensis*; Miller et al. 1991).

La determinación de metabolitos de hormonas esteroideas en heces ha cobrado gran importancia en especies silvestres por no ser invasiva. Ha sido aplicada y validada en numerosas especies. Ejemplos del alcance de su aplicación son los trabajos realizados con

aves: lechuza moteada del norte (*Strix occidentalis caurina*; Wasser et al. 1997) y ganso común (*Anser anser*; Hirschenhauser et al. 2005). En mamíferos son diversos los trabajos a la fecha publicados, en diferentes especies. Por ejemplo, con roedores se aplicó en *Peromyscus maniculatus*, y *Clethrionomys gapperi* (Harper & Austad 2000), en la chinchilla de cola larga (*Chinchilla lanígera*; Ponzio et al. 2004; Busso et al. 2005) y en lagomorfos con *Lepus americanus* (Sheriff et al. 2009). También se aplicó en estudios de carnívoros, con hienas (*Crocota crocuta*; Goymann et al. 1999), con lobos (*Canis lupus*; Sands & Creel 2004; Sperscoski et al. 2012) y con aguará guazú (*Chrysocyon brachyurus*, Songsasen et al. 2006; Infantino 2015). También existen diversos ejemplos en primates, como por ejemplo, en el lémur de cola anillada (*Lemur catta*; Cavigelli & Pereira 2000), el mono aullador negro (*Alouatta pigra*; Martínez-mota et al. 2008), en el mono araña (*Ateles hybridus*) y el mono aullador rojo (*Alouatta seniculus*; Rimbach et al. 2013). Entre los trabajos que utilizaron estas técnicas con especies de artiodáctilos, se pueden mencionar el wapiti (*Cervus canadensis*; (Millspaugh et al. 2001), el ciervo de cola blanca (*Odocoileus virginianus*; Washburn et al. 2002), el corzo (*Capreolus capreolus*; Denhard et al. 2001), el rebeco (*Rupicapra rupicapra*; Corlatti et al. 2012), el venado de las pampas (*Ozotoceros bezoarticus bezoarticus*; Garcia Pereira et al. 2006), el gamo europeo (*Dama dama*; (Konjevic et al. 2011) y la corzuela colorada (*Mazama americana*; Versiani et al. 2009), entre tantos otros.

4.1.5 Análisis de hormonas esteroideas en los Camélidos Sudamericanos silvestres

Los antecedentes en las mediciones de hormonas esteroideas en Camélidos Sudamericanos silvestres son variados y están principalmente relacionadas con mediciones de glucocorticoides, tanto en plasma y como en heces, mientras que los trabajos que midieron concentraciones de testosterona son más escasos. Por un lado, en vicuñas, se han realizado estudios para evaluar la actividad adrenocortical, a partir de la inyección de ACTH en individuos en cautiverio (Bonacic et al. 2003). Además, Bonacic & Macdonald (2003) y Bonacic et al. (2006) midieron el impacto fisiológico de captura y esquila en Chile, y Arzamendia et al. (2010) y Marcoppido et al. (2017) compararon la respuesta comportamental y fisiológica (niveles de cortisol plasmático) que desencadenaron diferentes tipos de arreo para captura y esquila en el norte de Argentina. Además, en vicuñas, llamas y alpacas, Arias et al. (2013) realizaron la validación fisiológica de una técnica inmunoenzimática para monitorear estrés midiendo los niveles de metabolitos de cortisol en heces. Con respecto a mediciones de testosterona, sólo se encontró un estudio realizado en vicuñas en Chile, que estimó las concentraciones plasmáticas de esta hormona en machos en dos momentos contrastantes del año, observando mayores niveles en Febrero que en Agosto (Urquieta et al. 1994).

En cuanto a guanacos, se encontraron antecedentes diversos. Ríos et al. (2003) evaluaron los niveles de cortisol en suero para inferir el efecto del destete, y Zapata et al. (2004) investigaron los cambios en las concentraciones de cortisol sérico luego del transporte en guanacos en cautiverio. En cuanto a guanacos silvestres, se realizaron varias investigaciones relacionados con los efectos de la esquila en La Payunia. Por ejemplo, Carmanchahi et al. (2011) midieron el efecto de captura y esquila a través de cortisol sanguíneo, validando la aplicación de la técnica para uso en esta especie, y Taraborelli et al. (2011, 2017) correlacionaron las respuestas comportamentales de los guanacos con los niveles de cortisol sérico en el mismo tipo de manejo. En las esquilas de La Payunia, también se compararon los niveles de cortisol y corticosterona séricos en respuesta a la captura y esquila de guanacos

silvestres y determinaron que el cortisol es el glucocorticoide que responde en mayor magnitud ante este tipo de estresores (Ovejero et al. 2013).

La variación estacional de metabolitos fecales de cortisol ha sido evaluada en machos y hembras silvestres de *L. guanicoe* (Ovejero 2013; Moreno 2014; Gregorio 2018) por medio de radioinmunoensayo (RIA), en la población migratoria de la Reserva Provincial de La Payunia y en el Área Natural Protegida Auca Mahuida (Neuquén). En estos trabajos, se trazaron perfiles hormonales anuales y se observó que los niveles de glucocorticoides aumentan en verano, durante la estación reproductiva. Además, se analizaron estas fluctuaciones en función de algunas variables, como la calidad de la dieta, los diferentes grupos sociales y en función de parámetros inmunitarios y de carga parasitaria. En particular, en La Payunia, Ovejero (2013) también realizó mediciones de metabolitos fecales de testosterona y observó que el perfil hormonal del cortisol y la testosterona mostraron una variación estacional, con concentraciones mayores durante los meses de enero y febrero, durante la temporada reproductiva, y menores durante los meses de marzo, abril y junio. Además, reportó que los niveles de ambas hormonas fueron mayores en machos solteros, mientras que no se observaron diferencias entre machos solitarios y machos pertenecientes a grupos familiares. En este trabajo, también se realizó un análisis separando los distintos grupos sociales, y se reportó que la zona de la reserva (Noreste vs Noroeste) fue una variable de importancia en las concentraciones de ambas hormonas (Ovejero 2013). Por ejemplo, las concentraciones de testosterona fueron mayores en el Noroeste en machos de grupos familiares, mientras que en machos solteros, los valores de esta hormona fueron mayores en el Noreste de la reserva. Hasta la fecha, no se han encontrado trabajos que relacionen los niveles de distintas hormonas con el comportamiento de los guanacos, a lo largo del ciclo de vida de los animales.

4.1.5.1 El modelo de alcance reactivo en guanacos

Siguiendo las bases conceptuales teóricas propuestas en el modelo del alcance reactivo de Romero et al. (2009), Ovejero et al. (2016) propuso un modelo de alcance reactivo para guanacos. La importancia de este último modelo radica en que deja de lado el carácter genérico y teórico de Romero et al. (2009); y fue construido a partir de datos de campo, para la población de guanacos silvestres de La Payunia, utilizando el perfil hormonal de testosterona y cortisol (figura 4.5).

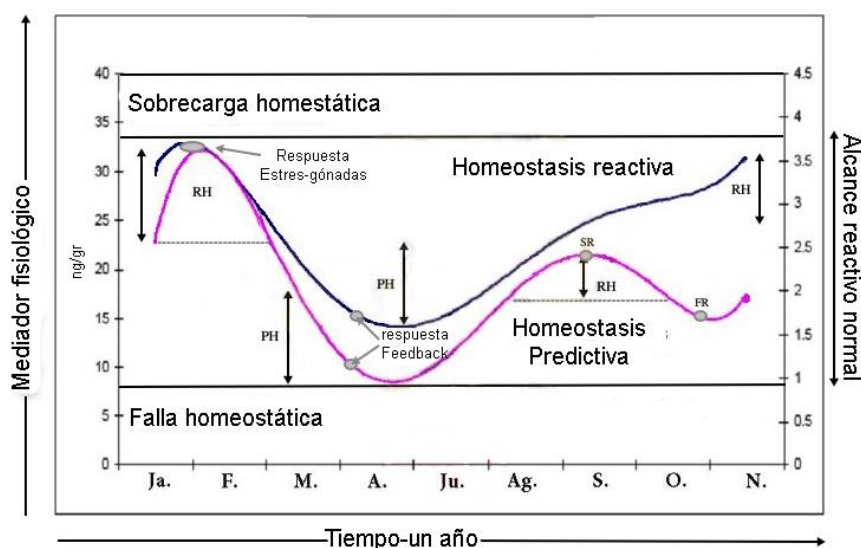


Figura 4.5: El modelo de alcance reactivo para guanacos (Tomado de Ovejero et al., 2016). A diferencia de la mayoría de los estudios que miden solo un mediador fisiológico a la vez, aquí la concentración de dos mediadores (cortisol-C (rosado) / testosterona-T (azul)) se analizan a lo largo del transcurso de todo el año. Los mediadores están correlacionados en términos del papel funcional que desempeña cada uno en el rango de alcance reactivo normal. En otras palabras, ambos mediadores abarcan respuestas para hacer frente a cambios predecibles e impredecibles en el entorno. Se presume que los valores de cada mediador existen en cuatro rangos generales. Los resultados muestran los rangos (flechas dobles) de homeostasis predictiva / reactiva (PH / RH) y la sobrecarga / falla homeostática, la respuesta gonadal y la respuesta adrenal (círculos grises) indican los patrones de actividad máximo-mínimo para los ejes HHA y HHG durante un año. Los patrones de actividad de C en guanacos muestran dos picos de RH (líneas horizontales de puntos) en la estación reproductiva. Estos resultados consisten en el conjunto estacional de rangos de puntos para los mediadores fisiológicos.

4.2 Objetivos, hipótesis y predicciones

Los objetivos específicos del presente capítulo son los siguientes:

1. Validar biológicamente un método de estimación de metabolitos de cortisol y testosterona en muestras de materia fecal de guanacos.
2. Estudiar el perfil hormonal de los niveles de metabolitos fecales de cortisol y testosterona a lo largo de la época reproductiva, en machos adultos pertenecientes a distintos grupos sociales, en una población migratoria de guanacos silvestres.

Hipótesis y predicciones del objetivo específico 2

H2A: Un aumento en los requerimientos energéticos e interacciones sociales a lo largo de la época reproductiva, específicamente durante el periodo de parición apareamiento, provoca de aumentos en las concentraciones de cortisol y testosterona.

P2A_1: La concentración de los metabolitos fecales de cortisol será mayor en machos adultos durante el período de parición-apareamiento.

P2A_2: La concentración de los metabolitos fecales de testosterona será mayor en machos adultos durante el período de parición-apareamiento.

H2B: Los niveles de cortisol y testosterona de los machos son mayores en el área de reproducción dentro de la reserva.

P2B: La concentración de los metabolitos fecales de testosterona y cortisol de machos será mayor en el área Noreste de la reserva, donde los animales se reproducen.

H2C: Teniendo en cuenta los resultados obtenidos por Ovejero (2013), se plantea que los niveles de cortisol y testosterona varían entre grupos sociales, siendo mayores en machos pertenecientes a grupos solteros.

P2C_1: La concentración de los metabolitos fecales de testosterona y cortisol serán mayores en los machos pertenecientes a grupos solteros, en contraste con machos pertenecientes a grupos familiares, mixtos y solitarios.

P2C_2: La concentración de los metabolitos fecales de testosterona y cortisol de machos pertenecientes a grupos familiares no se correlacionará con el número de hembras en el grupo.

3. Estudiar la relación entre los niveles de metabolitos de cortisol y testosterona de los machos adultos de distintos grupos sociales y el comportamiento agonístico de éstos, durante los distintos periodos de la época reproductiva.

Hipótesis y predicciones del objetivo específico 3

H3A: La probabilidad de presencia del comportamiento agonístico en machos adultos de guanacos está correlacionada positivamente con los niveles de testosterona pero no de cortisol.

P3A_1: La probabilidad de presencia de comportamientos agonísticos será mayor en machos con mayores concentraciones de metabolitos fecales de testosterona durante los periodos de mayor inestabilidad (formación de grupos y parición-apareamiento).

P3A_2: La probabilidad de presencia de comportamientos agonísticos no implicará un aumento en la demanda energética de los machos y por lo tanto, no se relacionará con las concentraciones de metabolitos fecales de cortisol.

H3B: Teniendo en cuenta los postulados de la Hipótesis del Desafío (Wingfield et al. 1990) y que *Lama guanicoe* posee un sistema de apareamiento poligínico, se plantea que la frecuencia del comportamiento agonístico en machos adultos no está correlacionada con los niveles de testosterona, ya que los niveles de esta hormona se encontrarían cerca del máximo fisiológico durante el periodo de parición-apareamiento. Además se plantea que la frecuencia del

comportamiento agonístico se encuentra relacionada positivamente con los niveles de cortisol, debido a la mayor demanda energética requerida.

P3B_1: Una mayor frecuencia de comportamientos agonísticos en machos adultos no se relacionará con las concentraciones de metabolitos fecales de testosterona en el periodo de parición-apareamiento.

P3B_2: Los machos que presenten mayores frecuencias de comportamientos agonísticos tendrán una mayor demanda energética que se verá reflejada en mayores concentraciones de metabolitos fecales de cortisol.

H3C: Teniendo en cuenta los postulados de la Hipótesis del Desafío (Wingfield et al. 1990) y que *Lama guanicoe* posee un sistema de apareamiento poligínico, se plantea que los niveles de agresión del comportamiento agonístico en machos adultos no están relacionados con los niveles de testosterona, ya que los niveles de esta hormona se encontrarían cerca del máximo fisiológico durante el periodo de parición-apareamiento. Además, se plantea que los niveles de agresión se encuentran relacionados positivamente con los niveles de cortisol, debido a la mayor demanda energética requerida.

P3C_1: Mayores niveles de agresión del comportamiento agonístico no se relacionarán con las concentraciones de metabolitos fecales de testosterona durante el periodo de parición-apareamiento.

P3C_2: Los machos que realicen comportamientos agonísticos correspondientes a niveles de agresión medio y alto tendrán una mayor demanda energética que se verá reflejada en mayores concentraciones de metabolitos fecales de cortisol.

4.3 Materiales y métodos

4.3.1 Validación biológica

Glucocorticoides

Para un monitoreo fiable de los perfiles hormonales mediante el análisis de metabolitos en heces, es de crucial importancia validar cuidadosamente las técnicas utilizadas (Touma & Palme 2005). La validación fisiológica o biológica de la técnica significa inducir cambios fisiológicos en los niveles de glucocorticoides circulantes y evaluar si estos cambios se reflejan posteriormente en concentraciones medidas de metabolitos fecales. En este sentido, el experimento más utilizado para estimular la actividad cortico-suprarrenal (es decir, aumentar los niveles de glucocorticoides circulante) es la administración de ACTH. Este patrón de aumento pronunciado (y disminución posterior) de los niveles de glucocorticoides debería reflejarse claramente en la concentración de metabolitos fecales después de un cierto tiempo de retardo (Palme 2005; Touma & Palme 2005).

En condiciones naturales, el test de ACTH presenta dificultades logísticas y administrativas (por ejemplo, permisos de captura otorgados por las direcciones de fauna). Una metodología alternativa y aceptada es la realización de un experimento de captura o

restricción, en el que se toman muestras seriadas antes y después de después de un evento estresante (Touma & Palme 2005). En este trabajo, se realizó una validación biológica de estas características con guanacos macho adultos en cautiverio ($n=2$) que se encuentran en la Estancia Los Peucos ($S\ 39^{\circ}43'40,12''$; $O\ 71^{\circ}03'37,58''$, sur de la Provincia de Neuquén). El establecimiento cuenta con un plantel estable de 400 guanacos aproximadamente, de los cuales se hace un manejo en condiciones extensivas, efectuando anualmente eventos de encierre y esquila para el aprovechamiento de la fibra. Los dos animales fueron inmovilizados durante 15 minutos, en los cuales se simuló el manejo de la esquila sin realizar la misma, y luego fueron liberados en dos corrales separados (figura 4.6). Se tomó una muestra fecal de cada animal antes del evento estresante (que representa la concentración basal de los metabolitos de cortisol; Arias et al. 2013) y luego del mismo, se tomaron todas las deyecciones realizadas durante cinco días. Para ello, dos personas observaron a los animales en forma continua desde las 6 hasta las 23 hs. Las deyecciones nocturnas se colectaron a primera hora del día. Como esta validación se llevó a cabo durante el mes de mayo las temperaturas durante la noche nunca superaron los -5°C por lo tanto se consideró que esas muestras no sufrieron deterioro por acción bacteriana. En total, se colectaron 26 muestras del macho id657 y 20 muestras del macho id561. Las muestras fecales fueron almacenadas a -20°C y luego fueron extraídas y cuantificadas siguiendo la metodología descrita en la sección 4.3.4.



Figura 4.6: Validación biológica de cortisol. a) Dos machos adultos fueron inmovilizados y se les aplicó un protocolo de estrés durante 15 minutos; b) los individuos fueron mantenidos en dos corrales separados durante cinco días posteriores al evento estresante.

Testosterona

Ante la imposibilidad de realizar una validación biológica de testosterona que implique la estimulación de la liberación de testosterona mediante la aplicación exógena de sustancias (como la GnRH, Goymann et al. 2015), o estimar las concentraciones de testosterona en machos castrados y no castrados (Möhle et al. 2003), la metodología alternativa utilizada para solucionar este problema fue comparar las muestras de materia fecal de los individuos machos registrados al inicio, en el pico de la época reproductiva y al final de la época reproductiva, que a partir del conocimiento de la biología de la especie se puede inferir que dichas muestras brindarán perfiles hormonales diferentes (Ovejero 2013).

4.3.2 Área de estudio y Diseño experimental

Para cumplir con los objetivos 2 y 3 del presente capítulo, se realizaron muestreos en la porción Norte de La Reserva Provincial La Payunia, ubicada en la Provincia de Mendoza. Para más detalles acerca del área de estudio, ver la descripción detallada del Capítulo I (sección 1.10, figura 1.5). Se realizaron seis campañas durante la época reproductiva, tal como se describió en la sección 1.11.

4.3.3 Recolección de muestras en el campo

Cada vez que fue posible, se colectaron muestras de heces frescas de los machos registrados comportamentalmente (Ver capítulo III, sección 3.3.1), durante las campañas realizadas. En caso de los animales que defecaron durante el tiempo de observación, se esperó a terminar el registro comportamental y luego, se recolectó la muestra fecal. Si el macho focal no defecaba durante el registro, se esperó un periodo de tiempo de aproximadamente 10-15 minutos, y en caso de que ocurriera la deyección, la muestra fecal se colectó inmediatamente. Las deyecciones fueron colectadas en su totalidad y homogeneizadas en el campo de manera manual. En total, se juntaron 227 muestras fecales de machos.

Luego de su homogeneización, cada muestra fecal fue colocada en bolsas plásticas, y luego de ser rotulada (fecha, hora, sitio, georreferencia, unidad social, id macho) se almacenó en un contenedor adiabático de nitrógeno líquido hasta arribar al laboratorio, donde las muestras se conservaron a -20°C.

4.3.4 Extracción y cuantificación de metabolitos fecales de cortisol y testosterona

En el laboratorio, las muestras se colocaron en recipientes de vidrio y se secaron en estufa a 70°C durante 96 hs. El tiempo de secado fue estimado experimentalmente hasta que el peso de las muestras se haya estabilizado. Para la obtención de los extractos fecales a partir de los cuales se efectuaron las mediciones, se realizó el siguiente protocolo de extracción (Palme 2014):

- Pesar 0,5 gramos de muestra homogeneizada
- Agregar 5ml de metanol 80%.
- Vortex por 1 minuto.
- Agitación orbital (shaker) a 37°C durante 40 minutos.
- Centrifugar a 3400 rpm, a 5°C, durante 20 minutos.
- Tomar 0,5ml del sobrenadante en un tubo eppendorf
- Evaporar a 50°C

La cuantificación hormonal de las muestras fue estimada en el marco de una pasantía realizada por la tesista en el Laboratorio de Fisiología, Patología y Endocrinología Experimental de la Universidad de Medicina Veterinaria de Viena, a cargo del Dr. Rupert Palme. Allí, las muestras evaporadas se resuspendieron con 400µl metanol + 100µl agua destilada. Para estimar la concentración de hormonas esteroideas, se utilizaron anticuerpos desarrollados para la cuantificación de metabolitos fecales de hormonas esteroideas. La cuantificación de la concentración de metabolitos fecales de cortisol se realizó mediante un enzima-inmunoensayo (EIA) descrito en Mostl et al. (2002). Para la cuantificación de la concentración de metabolitos fecales de testosterona, se utilizó un EIA descrito en Palme & Möstl (1994). Todas las muestras fueron ensayadas por duplicado. En todos los casos, los coeficientes de variación

intra e inter ensayo fueron menores al 10% y el 15%, respectivamente. Las muestras que mostraron más de un 10% en el coeficiente de variación fueron reanalizadas. En ambos EIA, para el armado de la curva de calibración, se utilizaron siete *standards* de concentraciones conocidas y dos controles, uno de pegado no específico y un blanco (Palme 2014). Además, se realizaron tests de validación analítica, como los tests de paralelismo, para ambas determinaciones hormonales. Brevemente, se seleccionaron muestras con una concentración alta de metabolitos fecales de testosterona y cortisol, y se realizaron diluciones seriadas al 1:2,5.

4.3.5 Análisis estadísticos

Todos los modelos fueron realizados con el software R v3.4.3 (R Core Team 2017). Se utilizó un marco bayesiano con previas no informativas, se obtuvieron las distribuciones posteriores de los parámetros de cada modelo y se extrajeron los intervalos credibilidad (ICr) del 95% alrededor de la media (Korner-Nievergelt et al. 2015). En todos los casos, se chequearon los supuestos de los modelos correspondientes. Se consideró que un efecto fue estadísticamente significativo cuando la probabilidad posterior de la diferencia de medias entre las estimaciones comparadas fue superior a 0,95 o cuando el ICr estimado no incluyó cero (Korner-Nievergelt et al. 2015).

4.3.5.1 Validación biológica

Para el análisis de la validación biológica de cortisol, se realizaron modelos lineales generales de medidas repetidas. Las concentraciones de los metabolitos fecales de cortisol se promediaron por día, debido a que el número total de muestras no era el mismo para los dos individuos. En el modelo, se utilizaron al individuo y al día como variables predictoras fijas y al individuo como variable aleatoria. Se utilizó la función *lmer* del paquete estadístico “lme4” (Bates et al. 2018). La variación en las concentraciones de los metabolitos fecales de testosterona se analizó utilizando modelos lineales generales, utilizando al periodo de la época reproductiva como variable predictora. Se utilizó la función *lm* del paquete estadístico “lme4” (Bates et al. 2018). Posteriormente, en ambos modelos se utilizó la función *sim* del paquete estadístico “arm” (Gelman & Hill 2007), para simular valores de las distribuciones posteriores de los parámetros del modelo y se extrajeron los ICr del 95% alrededor de la media que representan la incertidumbre en torno a las estimaciones.

4.3.5.2 Perfiles hormonales durante la época reproductiva

Para analizar la variación de los niveles de metabolitos fecales de testosterona y cortisol, se realizaron modelos lineales generales. Para el caso de la testosterona, sólo se analizaron las muestras correspondientes a la primera temporada de muestreo (n=94), ya que por complicaciones en el laboratorio al que fueron enviadas las muestras, no se pudieron completar las determinaciones de la temporada 2016-2017. Se utilizó la función *lm* del paquete estadístico “lme4” (Bates et al. 2018). Se tuvieron en cuenta las siguientes variables predictoras: año de muestreo (sólo para cortisol), periodo, grupo social del macho registrado, zona de la reserva, y las interacciones año de muestreo*periodo (sólo para cortisol). Posteriormente, para todos los modelos, se utilizó la función *sim* del paquete estadístico “arm”

(Gelman & Hill 2007), para simular valores de las distribuciones posteriores de los parámetros del modelo y se extrajeron los ICr del 95% alrededor de la media.

Además, para los machos pertenecientes a grupos familiares, se analizaron las variaciones en cada una de las hormonas en función al número de hembras en el grupo y el periodo (en el caso de cortisol) muestreado utilizando modelos lineales, tal como fue descrito en el párrafo anterior. Sólo se tuvieron en cuenta los periodos de parición-apareamiento y post-apareamiento (testosterona n=14; cortisol n= 45).

4.3.5.3 El rol de las hormonas sobre el comportamiento agonístico

Se analizó el efecto de los niveles de metabolitos fecales de cortisol y testosterona sobre la probabilidad de presencia, la frecuencia y el nivel de agresión del comportamiento agonístico. Debido a una diferencia en la cantidad de muestras para cada hormona, se evaluó la influencia de cada una de las hormonas en modelos separados. Además, se analizó cada periodo de la época reproductiva por separado para poder poner a prueba las hipótesis planteadas de manera más precisa. Además, en una primera etapa de análisis exploratorios, se observaron relaciones diferentes entre el comportamiento y la concentración de metabolitos en los distintos periodos. Para evaluar de qué manera las hormonas influyeron sobre la probabilidad de presencia comportamiento agonístico en los machos, se ajustaron modelos lineales generalizados (McCullagh & Nelder 1989) con una distribución de errores binomial. Para ello, se utilizó la función *glm* del paquete “*bmle*” (Bolker 2017). Por otro lado, para analizar la frecuencia del comportamiento agonístico, se utilizaron modelos lineales generalizados mixtos con una distribución de errores de tipo Poisson y se utilizó al individuo como factor aleatorio para controlar la sobredispersión. Para ello, se utilizó la función *glmer* del paquete “*blme*” (Korner-Nievergelt et al. 2015). Por último, se realizaron modelos de regresión logística ordinal para analizar la influencia de variables predictoras sobre el nivel de agresión del comportamiento agonístico (Bilder & Loughin 2015). Para ello, se utilizaron las funciones *bayespolr* del paquete estadístico “*arm*” (Gelman & Hill 2007). Además de la concentración de los metabolitos hormonales, también se utilizaron el año de muestreo (para cortisol) y la zona de la reserva como variables predictoras. Posteriormente, en todos los modelos se utilizó la función *sim* del paquete estadístico “*arm*” (Gelman & Hill 2007), para simular valores de las distribuciones posteriores de los parámetros del modelo y se extrajeron los ICr del 95%, como fue descrito anteriormente.

4.4 Resultados

4.4.1 Validación biológica y analítica

Las diluciones seriadas de materia fecal produjeron curvas paralelas a la curva estándar del EIA de cortisol y de testosterona (figura 4.7). En la figura 4.8, se pueden observar las concentraciones de metabolitos fecales de cortisol (MFC) correspondientes a todas las muestras recolectadas durante la validación biológica de cortisol. Las concentraciones basales de los MFC el día del estímulo fueron 0,55 µg/g para el macho id 657 y 0,45 µg/g para el id 561. Las concentraciones de MFC aumentaron luego de 12hs y fueron máximas al segundo día

(entre 30 y 36 horas después del estímulo), alcanzando valores de 1,03 $\mu\text{g/g}$ para id 657 y 1,52 $\mu\text{g/g}$ para id 561 (figura 4.9a, tabla 4.1). Expresadas como porcentaje (por encima de los niveles de basales), las concentraciones máximas representaron un aumento de 343% (tres veces más) en promedio. Las concentraciones de MFC de ambos animales se mantuvieron en niveles altos durante el tercer día y luego comenzaron a bajar hasta alcanzar niveles basales similares a los del día 0 (id 657: 0,71 $\mu\text{g/g}$; id 561: 0,48 $\mu\text{g/g}$). Por último, no se encontraron diferencias entre ambos machos (tabla 4.1).

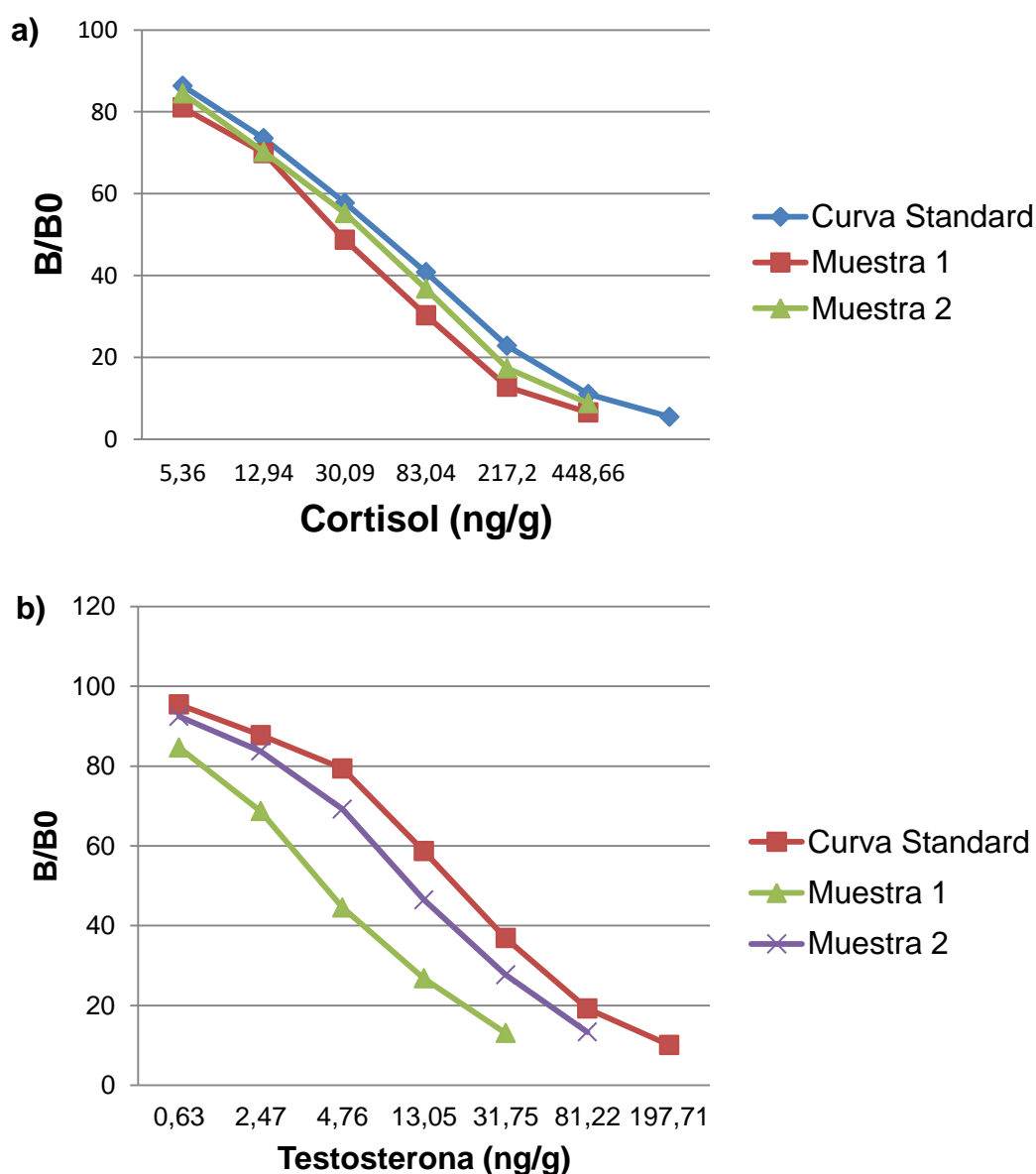


Figura 4.7: Test de Paralelismo. Concentraciones de metabolitos fecales de a) cortisol y b) testosterona, correspondientes a diluciones seriadas de muestras de concentración conocida. En cada caso, las diluciones se compararon con la curva estándar del EIA de cortisol y de testosterona.

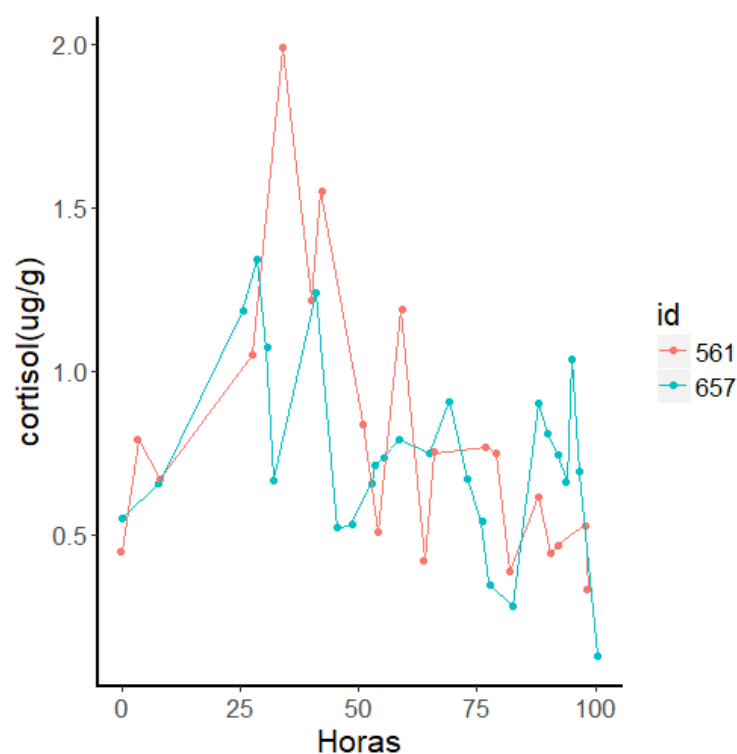


Figura 4.8: Concentraciones de metabolitos fecales de cortisol correspondientes a todas las muestras fecales tomadas durante la validación biológica de cortisol, para ambos machos. El día 0 representa el día del estímulo estresante.

Tabla 4.1: Resultados de los modelos de regresión lineal para la validación biológica de cortisol. Se presentan la estimación de los parámetros y los intervalos de credibilidad del 95%. Se puede suponer un efecto estadísticamente significativo de un factor si el cero no está incluido en el ICr del 95% o si la diferencia de medias entre las estimaciones comparadas es superior a 0,95. Estos casos se presentan en **negrita**

Variable: nivel	Estimador	Intervalos de Credibilidad	
		2,5	97,5
Intercepto	0,54	0,11	0,97
Día: 1 ^a	0,19	-0,34	0,72
Día: 2^a	0,73	0,24	1,21
Día: 3^a	0,38	-0,07	0,83
Día: 4 ^a	0,10	-0,34	0,55
Día: 5 ^a	0,12	-0,33	0,56
Id: 657 ^b	-0,09	-0,27	0,10

^a Nivel de referencia: día 0

^b Nivel de referencia: id 561

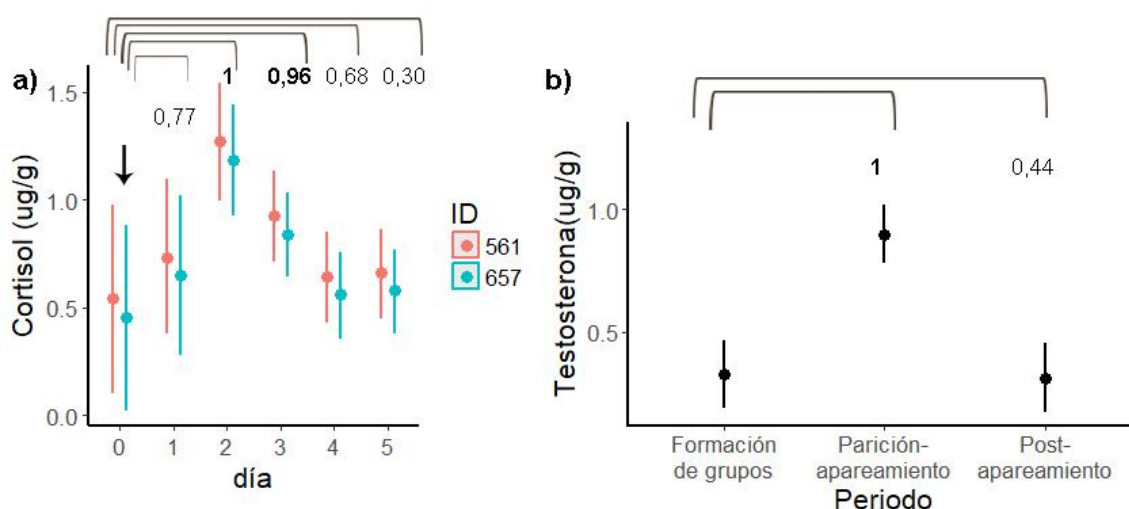


Figura 4.9: Resultados de la validación biológica. a) Relación entre la concentración de los metabolitos de cortisol en heces y los días posteriores al estímulo estresante. El día 0 corresponde al día del estímulo y se encuentra señalado con una flecha. b) Relación entre la concentración de los metabolitos de testosterona en heces en el periodo de la época reproductiva. Los puntos representan estimaciones de la media con intervalos de credibilidad del 95%. Los números representan la probabilidad posterior de una diferencia de medias entre el nivel de referencia y el resto de los niveles en cada caso. En negrita se muestran las probabilidades mayores a 0,95.

Con respecto a las concentraciones de metabolitos fecales de testosterona (MFT), se encontró una marcada variación entre el periodo de formación de grupos y el pico de la época reproductiva (parición-apareamiento). Las concentraciones en cada uno de estos dos periodos fueron $0,33 \pm 0,17 \mu\text{g/g}$ y $0,90 \pm 0,54 \mu\text{g/g}$, respectivamente. Por el contrario, no se encontraron diferencias entre el comienzo y el final de la época reproductiva (post-apareamiento) en las concentraciones de MFT (media: $0,31 \pm 0,16 \mu\text{g/g}$; figura 4.9b, tabla 4.2).

Tabla 4.2: Resultados de los modelos de regresión lineal para la validación biológica de testosterona. Se presentan la estimación de los parámetros y los intervalos de credibilidad del 95%. Se puede suponer un efecto estadísticamente significativo de un factor si el cero no está incluido en el ICr del 95% o si la diferencia de medias entre las estimaciones comparadas es superior a 0,95. Estos casos se presentan en negrita

Variable: nivel	Estimador	Intervalos de Credibilidad	
		2,5	97,5
Intercepto	0,33	0,19	0,47
Periodo: parición-apareamiento^a	0,57	0,39	0,75
Periodo: post-apareamiento ^a	-0,02	-0,22	0,18

^a Nivel de referencia: formación de grupos

4.4.2 Perfiles hormonales durante la época reproductiva

Los valores medios para la concentración de MFC durante la primera temporada de muestreo, mostraron rangos comprendidos entre los $1,42 \pm 0,53 \mu\text{g/g}$ y $3,13 \pm 0,84 \mu\text{g/g}$, teniendo en cuenta los machos de todos los grupos sociales. Durante la segunda temporada, los valores estuvieron comprendidos en el rango de $1,27 \mu\text{g/g}$ y $2,32 \pm 0,60 \mu\text{g/g}$. Por su parte, los valores medios para la concentración de MFT durante única temporada en la que se pudieron obtener mediciones (2014-2015), estuvieron comprendidos entre $0,23 \pm 0,07 \mu\text{g/g}$ y $1,30 \pm 1,05 \mu\text{g/g}$. En la tabla 4.3 se resumen los valores de medias y su desvío estándar para todas las muestras colectadas, en función del grupo social al que pertenecía el macho registrado, el periodo y la temporada reproductivas.

Tabla 4.3: Resumen de los valores medios ($\pm sd$) de las concentraciones de metabolitos fecales de cortisol y testosterona de machos adultos, en función de los distintos grupos sociales a los que pertenecen, a lo largo de época reproductiva.

Temporada	Periodo	Grupo social	n	Cortisol Media $\pm sd$ ($\mu\text{g/g}$)	Testosterona Media $\pm sd$ ($\mu\text{g/g}$)
2014-2015	Formación de grupos	Familiar	--	--	--
		Solitario	24	$1,42 \pm 0,53$	$0,32 \pm 0,16$
		Mixto	2	$1,47 \pm 0,23$	$0,30 \pm 0,10$
		Soltero	3	$1,67 \pm 0,18$	$0,44 \pm 0,24$
	Parición-apareamiento	Familiar	9	$2,30 \pm 0,48$	$0,89 \pm 0,45$
		Solitario	27	$2,24 \pm 0,60$	$0,87 \pm 0,55$
		Mixto	2	$2,50 \pm 0,02$	$1,30 \pm 1,05$
		Soltero	--	--	--
	Post-apareamiento	Familiar	5	$2,13 \pm 0,74$	$0,29 \pm 0,06$
		Solitario	18	$2,83 \pm 0,67$	$0,32 \pm 0,18$
		Mixto	3	$3,13 \pm 0,84$	$0,23 \pm 0,07$
		Soltero	1	$2,15$	$0,55$
2016-2017	Formación de grupos	Familiar	1	$1,27$	--
		Solitario	27	$1,76 \pm 0,67$	--
		Mixto	2	$1,81 \pm 0,59$	--
		Soltero	--	--	--
	Parición-apareamiento	Familiar	16	$2,17 \pm 0,51$	--
		Solitario	39	$2,13 \pm 0,82$	--
		Mixto	6	$2,32 \pm 0,60$	--
		Soltero	1	$1,81$	--
	Post-apareamiento	Familiar	15	$2,11 \pm 0,49$	--
		Solitario	19	$2,26 \pm 0,61$	--
		Mixto	7	$1,95 \pm 0,43$	--
		Soltero	--	--	--

Los resultados de los modelos lineales revelaron que las concentraciones de MFC aumentaron durante los periodos de parición-apareamiento y post-reproductivo con respecto al periodo de formación de grupos, y además, se observó una interacción negativa entre el periodo y la temporada de muestreo. En el periodo post-apareamiento, la respuesta fue diferente entre años, siendo menor en la segunda temporada (figura 4.10a, tabla 4.4).

Adicionalmente, las concentraciones fueron mayores al Noreste del área de estudio y fueron similares en los machos pertenecientes a distintos grupos sociales (figura 4.10b y c; tabla 4.4).

Por su parte, las concentraciones de MFT fueron mayores en el periodo de parición-apareamiento, mientras que no hubo diferencias entre el periodo de formación de grupos y el de post-apareamiento. Además, los valores de MFT no mostraron diferencias ni entre zonas ni entre los machos de distintos grupos sociales (figura 4.11, tabla 4.4).

Tabla 4.4: Resultados de los modelos de regresión lineal realizados para estudiar la variación en las concentraciones de los metabolitos fecales de cortisol y testosterona. Se presentan la estimación de los parámetros y los ICr del 95%. Se puede suponer un efecto estadísticamente significativo de un factor si el cero no está incluido en el ICr del 95% o si la diferencia de medias entre las estimaciones comparadas es superior a 0,95. Estos casos se presentan en negrita.

Variable: nivel	Cortisol			Testosterona		
	estimador	2,5	97,5	estimador	2,5	97,5
Intercepto	1,26	0,93	1,57	0,35	0,09	0,62
Año:2016 ^a	0,39	-0,03	0,62	--	--	--
Periodo: parición-apareamiento ^b	0,81	0,50	1,12	0,60	0,41	0,79
Periodo: post-apareamiento ^b	1,27	0,93	1,59	-0,01	-0,20	0,20
Zona: Noreste ^c	0,23	0,05	0,40	-0,12	-0,28	0,04
Grupo social: mixto ^e	0,06	-0,27	0,38	0,11	-0,22	0,47
Grupo social: solitario ^e	0,04	-0,18	0,26	0,34	-0,19	0,26
Grupo social: soltero	0,01	-0,60	0,60	0,21	-0,22	0,65
Año:2016*Periodo: parición-apareamiento	-0,38	-0,79	0,03	--	--	--
Año:2016*Periodo: post-apareamiento	-0,84	-1,29	-0,39	--	--	--

^a Nivel de referencia: 2014

^b Nivel de referencia: formación de grupos

^c Nivel de referencia: Noroeste

^d Nivel de referencia: familiar

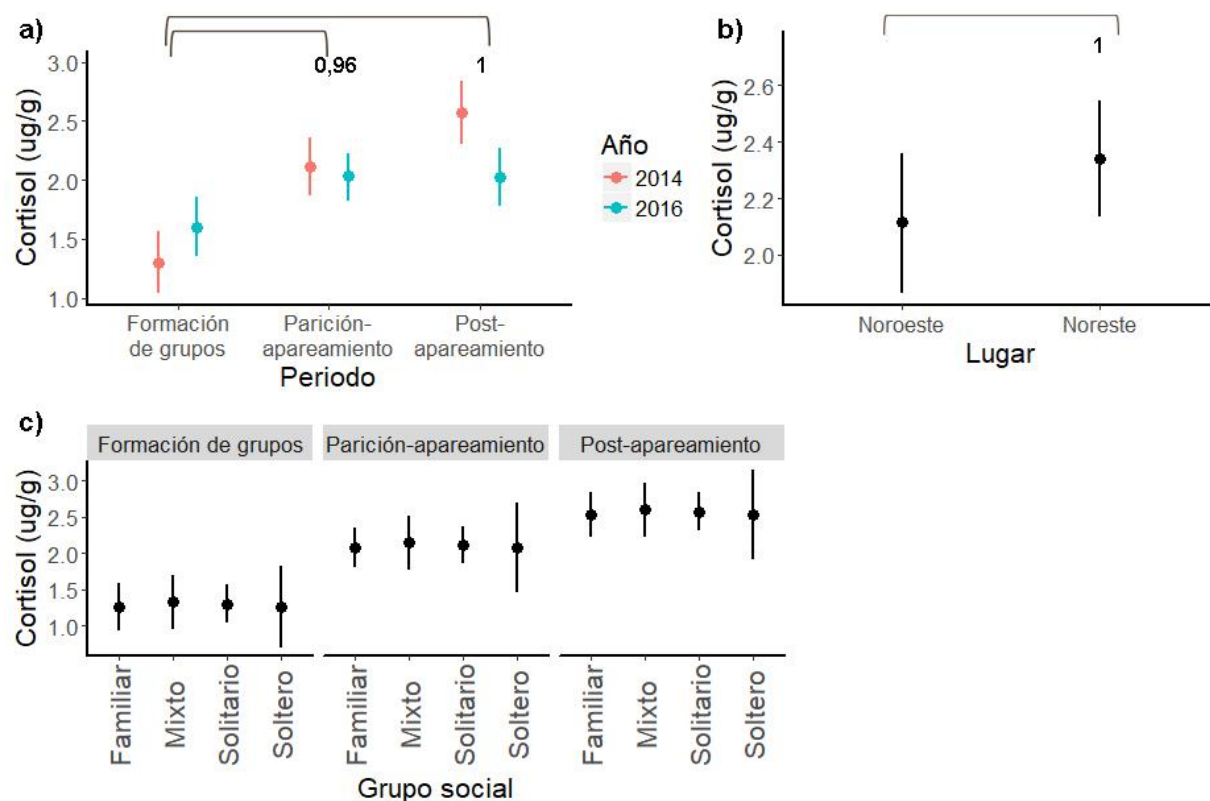


Figura 4.10: Relación entre las concentraciones de metabolitos de cortisol en heces de machos de guanacos silvestre y a) El período dentro de la época reproductiva y las temporadas de muestreo; b) la zona de muestreo; y c) el grupo social. Los puntos representan estimaciones de la media con intervalos de credibilidad del 95%. Los números representan la probabilidad posterior de una diferencia de medias entre el nivel de referencia y el resto de los niveles en cada caso. En negrita se muestran las probabilidades mayores a 0,95

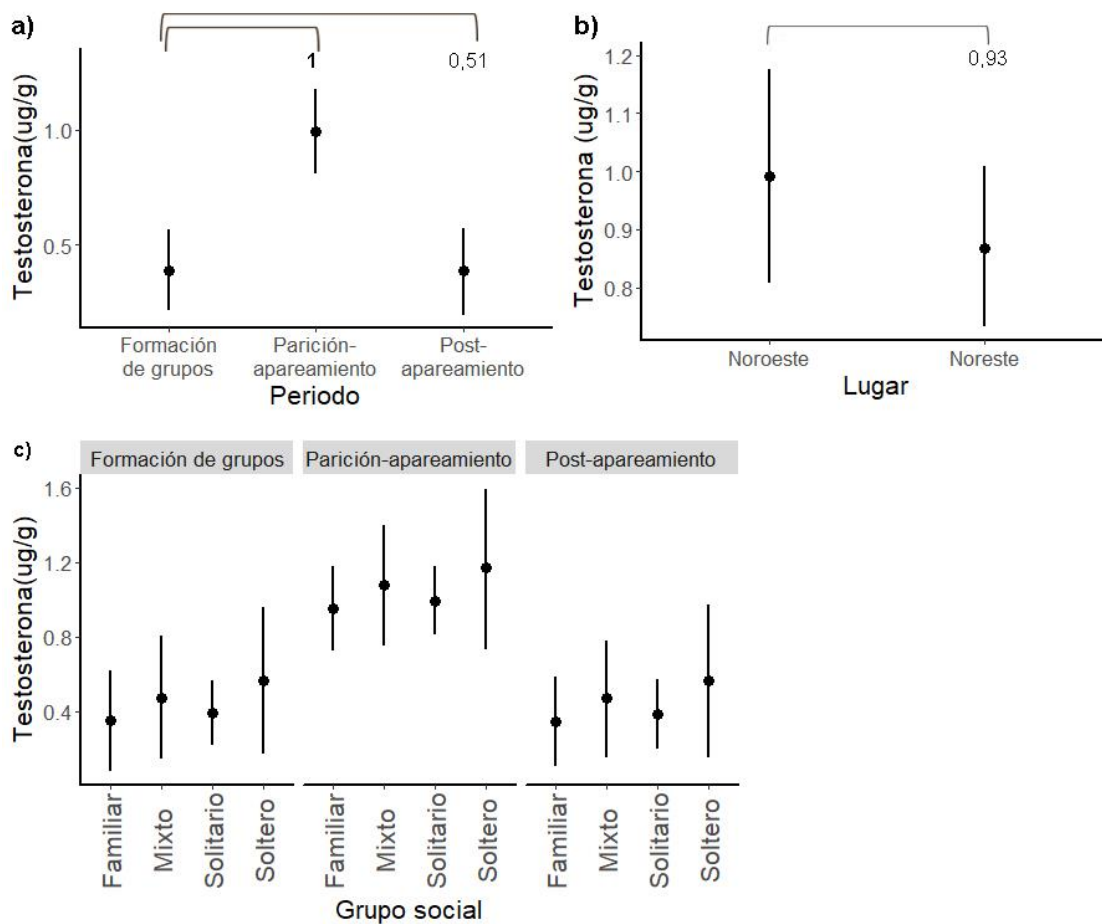


Figura 4.11: Relación entre las concentraciones de metabolitos de testosterona en heces de machos de guanacos silvestre y a) El período dentro de la época reproductiva; b) la zona de muestreo; y c) el grupo social. Los puntos representan estimaciones de la media con intervalos de credibilidad del 95%. Los números representan la probabilidad posterior de una diferencia de medias entre el nivel de referencia y el resto de los niveles en cada caso. En negrita se muestran las probabilidades mayores a 0,95.

Al analizar la variación en las concentraciones de MFC y MFT en machos pertenecientes a grupos familiares, la respuesta fue diferente según la hormona. Mientras que no se encontraron diferencias en las concentraciones de MFC en función del número de hembras en el grupo, las concentraciones de MFT fueron mayores al aumentar el número de hembras en el grupo familiar (tabla 4.5; figura 4.12).

Tabla 4.5: Resultados de los modelos de regresión lineal realizados para estudiar la variación en las concentraciones de los metabolitos fecales de cortisol y testosterona en función del número de hembras en machos pertenecientes a grupos familiares. Se presentan la estimación de los parámetros y los intervalos de credibilidad del 95%. Se puede suponer un efecto estadísticamente significativo de un factor si el cero no está incluido en el ICr del 95% o si la diferencia de medias entre las estimaciones comparadas es superior a 0,95. Estos casos se presentan en negrita.

Variable	Cortisol			Testosterona		
	estimador	2,5	97,5	Estimador	2,5	97,5
Intercepto	0,69	0,52	0,86	0,27	-0,25	0,81
Número de hembras	0,01	-0,01	0,03	0,07	-0,01	0,15
Periodo: Post-apareamiento ^a	-0,03	-0,17	0,11	--	--	--

^a Nivel de referencia: parición-apareamiento

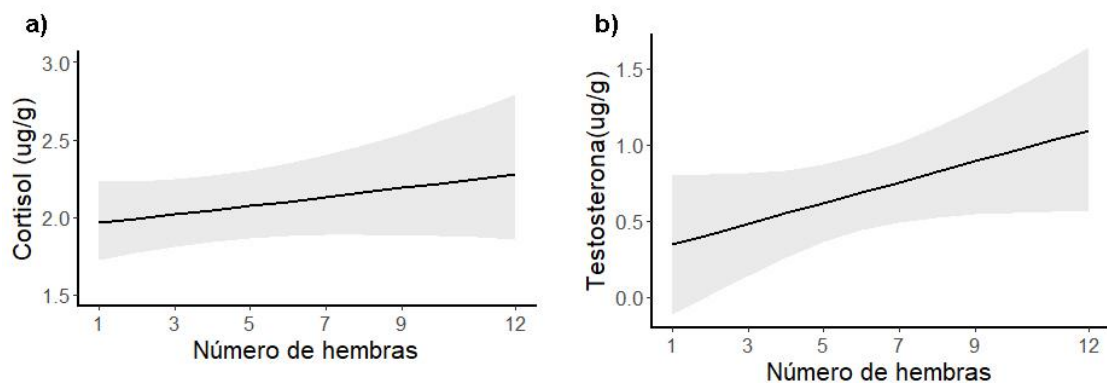


Figura 4.12: Relación entre las concentraciones de metabolitos de hormonas esteroideas de machos pertenecientes grupos familiares y el número de hembras en el grupo. a) Cortisol, b) Testosterona. Las líneas negras representan estimaciones de la media y las bandas grises representan los intervalos de credibilidad del 95%.

4.4.3 El rol de las hormonas sobre el comportamiento agonístico

4.4.3.1 Metabolitos fecales de cortisol

Para analizar la probabilidad de presencia del comportamiento agonístico en función de las concentraciones de MFC, se tuvieron en cuenta todas las muestras recolectadas. Del total, 59 muestras correspondieron al periodo de formación de grupos, 100 al periodo de parición-apareamiento y 68 al post-apareamiento. Durante el periodo de formación de grupos, el efecto de las concentraciones de MFC sobre la presencia del comportamiento agonístico fue distinto según la temporada de muestreo, pero esta interacción no resultó significativa, y tampoco lo fue el efecto de esta hormona, independientemente del año (figura 4.13a, tabla 4.6). Durante el periodo de parición-apareamiento, la presencia del comportamiento agonístico parece disminuir con los niveles de MFC, pero este efecto no fue significativo (figura

4.13b, tabla 4.6). Durante el periodo de post-apareamiento, la presencia del comportamiento agonístico tampoco se relacionó con las concentraciones de MFC (figura 4.13c, tabla 4.6).

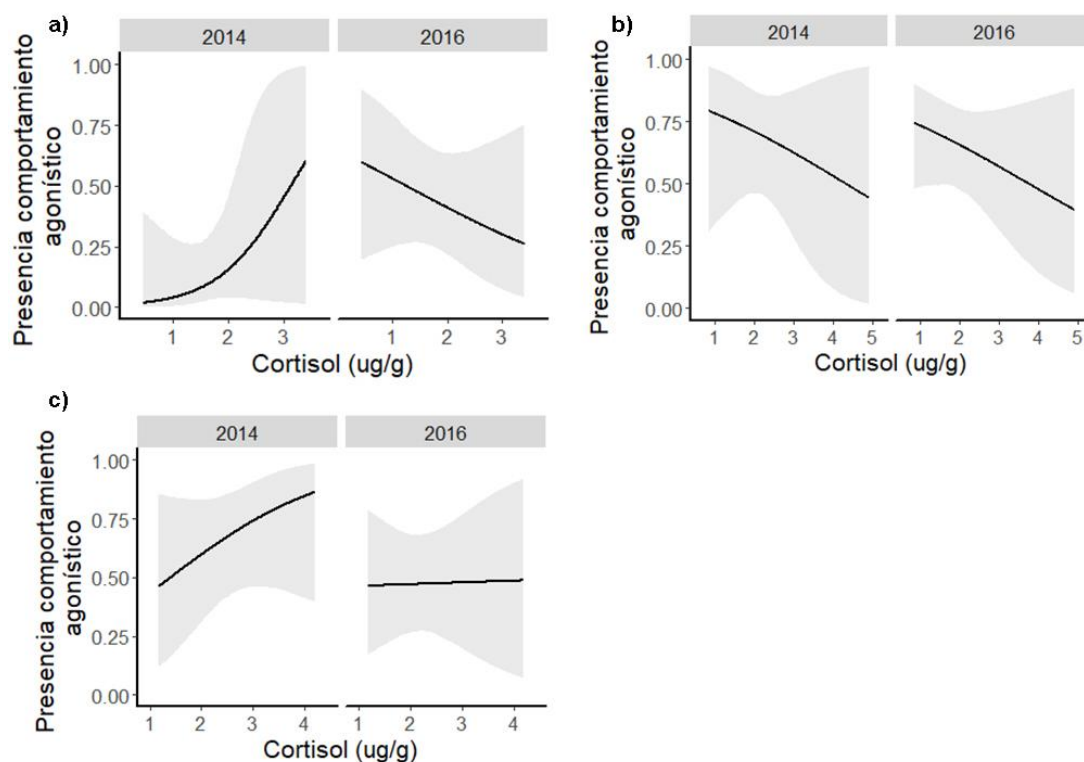


Figura 4.13: Relación entre la presencia del comportamiento agonístico y las concentraciones de metabolitos fecales de cortisol de machos adultos a lo largo de la época reproductiva durante ambas temporadas de muestreo. a) Formación de grupos, b) Parición apareamiento, y c) Post-apareamiento. Las líneas negras representan estimaciones de la media y las bandas grises representan los intervalos de credibilidad del 95%.

Para analizar la frecuencia y los niveles de agresión del comportamiento agonístico en función de las concentraciones de MFC, sólo se tuvieron en cuenta las muestras recolectadas de machos que realizaron estos comportamientos. Del total, 20 muestras correspondieron al periodo de formación de grupos, 73 al periodo de parición-apareamiento y 36 al post-apareamiento. Debido al bajo número de muestras al comienzo y al final de la época reproductiva, no se incluyeron las variables predictoras “zona” ni la interacción año*cortisol en los modelos correspondientes.

Durante el periodo de formación de grupos, no se observó ninguna relación entre la frecuencia del comportamiento agonístico y las concentraciones de MFC (figura 4.14a, tabla 4.6). Durante el periodo de parición-apareamiento, la frecuencia del comportamiento agonístico pareció aumentar con los niveles de MFC, pero este efecto no fue significativo

(figura 4.14b, tabla 4.6). Durante el periodo de post-apareamiento, esta relación fue inversa, aunque este efecto tampoco resultó significativo (figura 4.14c, tabla 4.6).

Tabla 4.6: Resultados de los modelos de regresión lineal para explicar la variación del comportamiento agonístico en función de las concentraciones de metabolitos de cortisol. Se muestran los resultados de los modelos de presencia de comportamiento agonístico (agonístico binomial), frecuencia del comportamiento agonístico (frecuencia agonístico) y nivel de agresión del comportamiento agonístico (Nivel de agresión). Se presentan la estimación de los parámetros y los ICr del 95%. Se puede suponer un efecto estadísticamente significativo de un factor si el cero no está incluido en el ICr del 95% o si la diferencia de medias entre las estimaciones comparadas es superior a 0,95. Estos casos se presentan en negrita.

Periodo	Variable: nivel	Agonístico binomial			Frecuencia agonístico			Nivel de agresión		
		estimador	2,5	97,5	estimador	2,5	97,5	estimador	2,5	97,5
Formación de grupos	Intercepto	-3,56	-8,21	1,09	-1,88	3,52	0,18	--	--	--
	Año:2016 ^a	5,26	0,082	10,40	0,90	0,38	2,16	-0,77	2,73	1,18
	Cortisol	1,48	-1,18	4,14	-0,06	0,75	0,60	-1,14	2,91	0,63
	Zona: Noreste ^b	-1,08	-2,40	0,24	--	--	--	--	--	--
	Año:2016*									
	Cortisol	-1,96	-4,89	0,95	--	--	--	--	--	--
Parición-apareamiento	Intercepto	1,66	-1,57	4,91	-2,49	3,85	1,14	--	--	--
	Año:2016 ^a	-0,30	-3,99	3,39	1,12	0,46	2,67	1,00	1,62	3,67
	Cortisol	-0,38	-1,74	0,99	0,27	0,30	0,84	0,95	0,09	1,97
	Zona: Noreste ^b	0,56	-0,40	1,51	0,43	0,03	0,90	-0,10	1,13	0,91
	Año:2016*									
	Cortisol	0,02	-1,53	1,55	-0,19	0,85	0,47	-0,44	1,58	0,71
Post-apareamiento	Intercepto	-0,94	-4,06	2,25	0,25	1,38	1,87	--	--	--
	Año:2016 ^a	0,76	-3,37	4,94	-0,01	0,74	0,70	0,64	0,82	2,12
	Cortisol	0,66	-0,53	1,85	-0,59	1,15	0,01	-0,20	1,32	0,94
	Zona: Noreste ^b	-0,21	-1,22	0,82	--	--	--	--	--	--
	Año:2016*									
	Cortisol	-0,63	-2,29	1,05	--	--	--	--	--	--

^a Nivel de referencia: 2014

^b Nivel de referencia: Noroeste

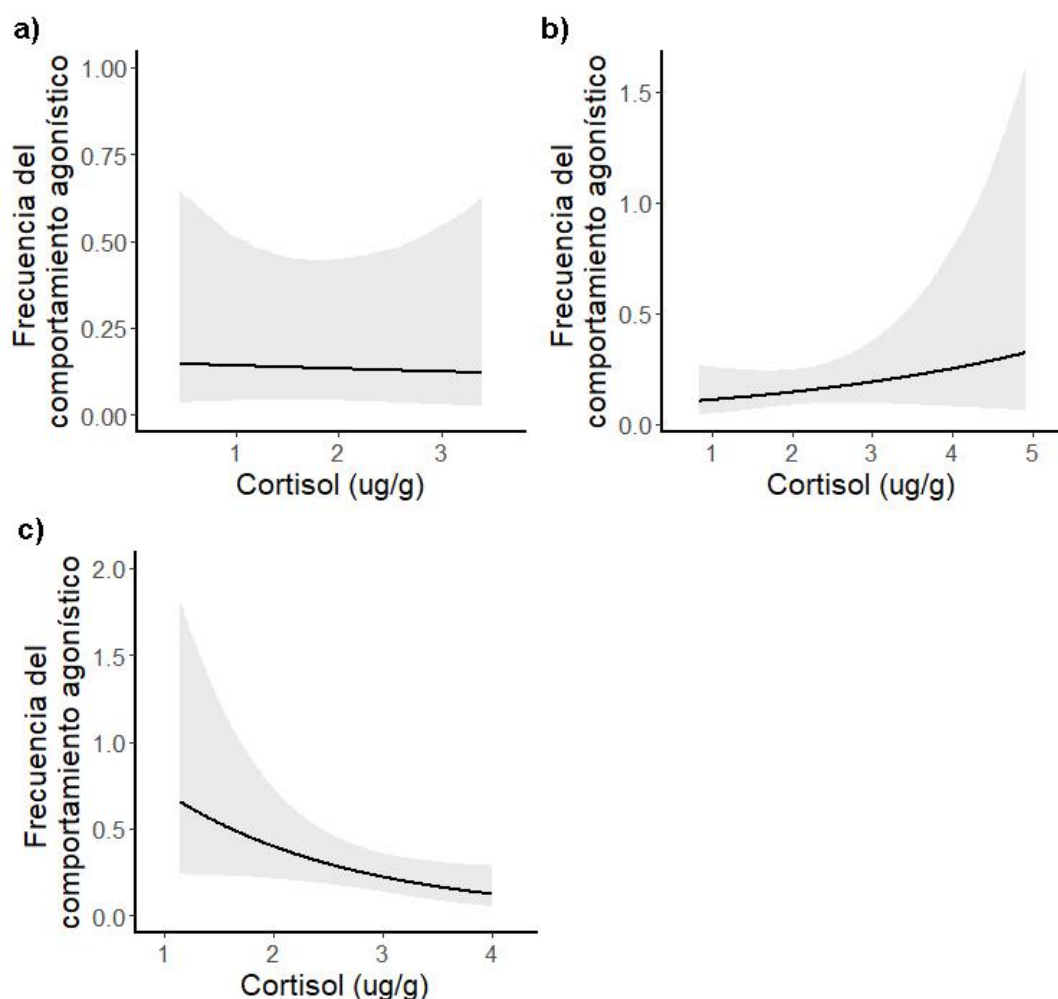


Figura 4.14: Relación entre la frecuencia del comportamiento agonístico durante el tiempo de observación y las concentraciones de metabolitos fecales de cortisol de machos adultos a lo largo de la época reproductiva. a) Formación de grupos, b) Parición apareamiento, y c) Post-apareamiento. Las líneas negras representan estimaciones de la media y las bandas grises representan los intervalos de credibilidad del 95%.

Por último, las concentraciones de MFC mostraron relaciones variables con los niveles de agresión del comportamiento agonístico según el periodo de la época reproductiva. Durante el periodo de formación de grupos, no se observó una relación entre ambas variables (figura 4.15a, tabla 4.6). Por el contrario, durante el periodo de parición-apareamiento, la probabilidad de observar niveles de agresión intermedios y altos aumentó con las concentraciones de MFC (figura 4.15b, tabla 4.6). Durante el periodo de post-apareamiento, los niveles de agresión no mostraron relación con las concentraciones de esta hormona (figura 4.15c, tabla 4.6).

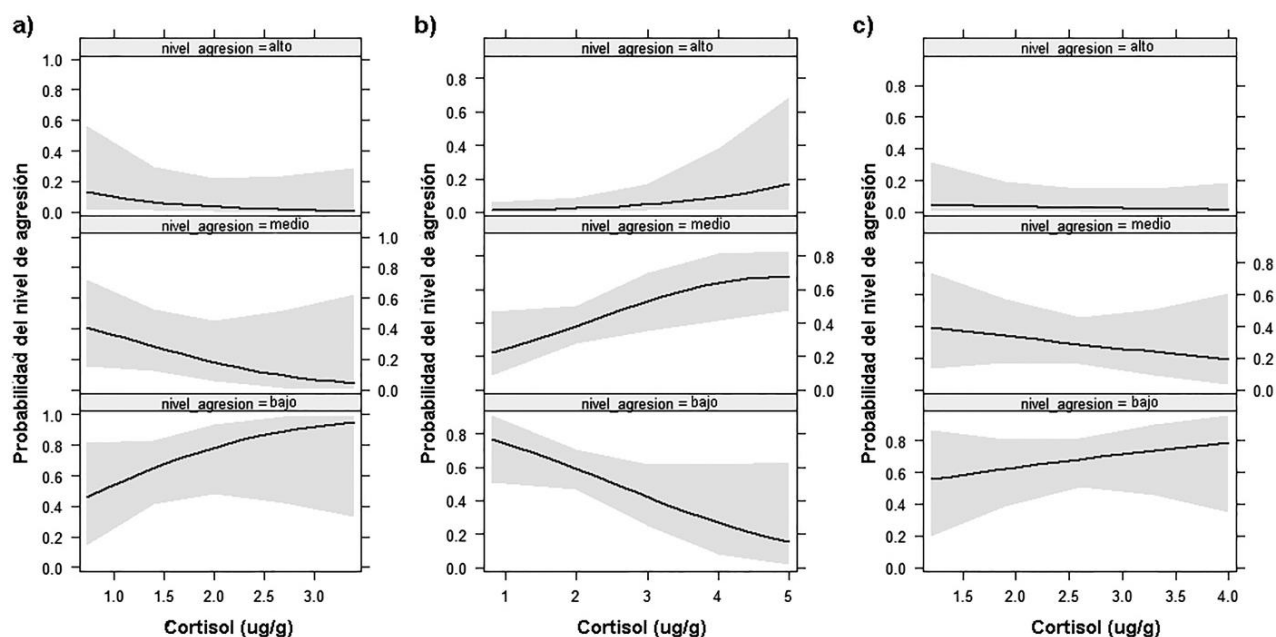


Figura 4.15: Relación entre los niveles de agresión del comportamiento agonístico y las concentraciones de metabolitos fecales de cortisol de machos adultos a lo largo de la época reproductiva. a) Formación de grupos, b) Parición apareamiento, y c) Post-apareamiento. Las líneas negras representan estimaciones de la media y las bandas gris claro representan los intervalos de credibilidad del 95%.

4.4.3.2 Metabolitos fecales de testosterona

De la misma manera que para analizar la influencia de los MFC sobre el comportamiento, para analizar la presencia del comportamiento agonístico en función de las concentraciones de MFT, se tuvieron en cuenta todas las muestras recolectadas, que en este caso, sólo correspondiendo a la temporada de muestreo 2014-2015 ($n=94$). Del total, 29 muestras correspondieron al periodo de formación de grupos, 38 al periodo de parición-apareamiento y 27 al de post-apareamiento. Durante el periodo de formación de grupos, la probabilidad de presencia del comportamiento agonístico pareció aumentar con las concentraciones de MFT, pero este efecto no resultó significativo (figura 4.16a, tabla 4.7). Durante el periodo de parición-apareamiento, la presencia del comportamiento agonístico aumentó con los niveles de MFT, pero este efecto tampoco fue significativo (figura 4.16b, tabla 4.7). Durante el periodo de post-apareamiento, la presencia del comportamiento agonístico tampoco se relacionó con las concentraciones de MFT (figura 4.16c, tabla 4.7).

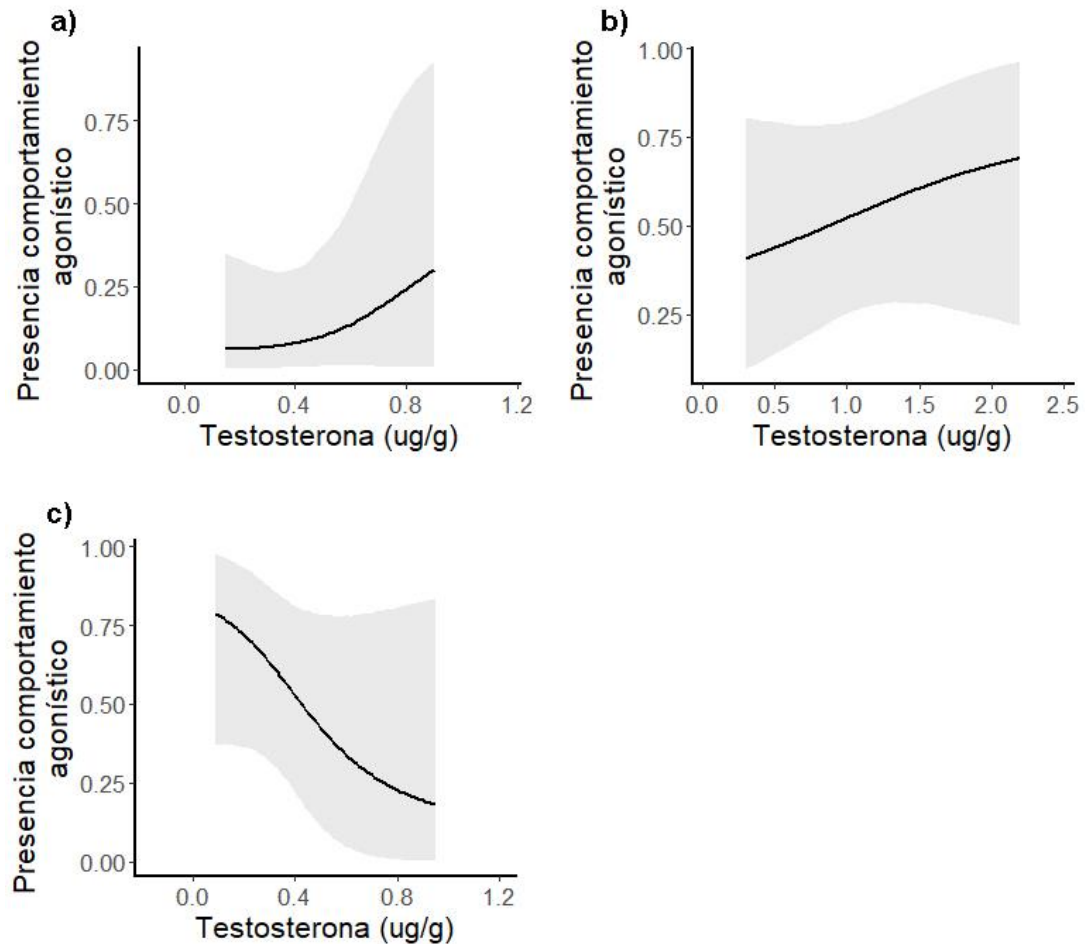


Figura 4.16: Relación entre la presencia del comportamiento agonístico y las concentraciones de metabolitos fecales de testosterona de machos adultos a lo largo de la época reproductiva de 2014-2015. a) Formación de grupos, b) Parición apareamiento, y c) Post-apareamiento. Las líneas negras representan estimaciones de la media y las bandas grises representan los intervalos de credibilidad del 95%.

Para analizar la frecuencia y los niveles de agresión del comportamiento agonístico en función de las concentraciones de MFT, sólo se tuvieron en cuenta las muestras recolectadas de machos que realizaron estos comportamientos. Del total, sólo 4 muestras correspondieron al periodo de formación de grupos, 29 al periodo de parición-apareamiento y 18 al post-apareamiento. Debido al bajo número de muestras durante el periodo de formación de grupos, no fue posible realizar los análisis estadísticos. Por el mismo motivo, el análisis del periodo post-reproductivo no incluyó la variable predictora “zona” en el modelo correspondiente.

Para el análisis de frecuencia, no se observó una relación entre la frecuencia del comportamiento agonístico y las concentraciones de MFT en ninguno de los dos periodos de la época reproductiva considerados (figura 4.17, tabla 4.7).

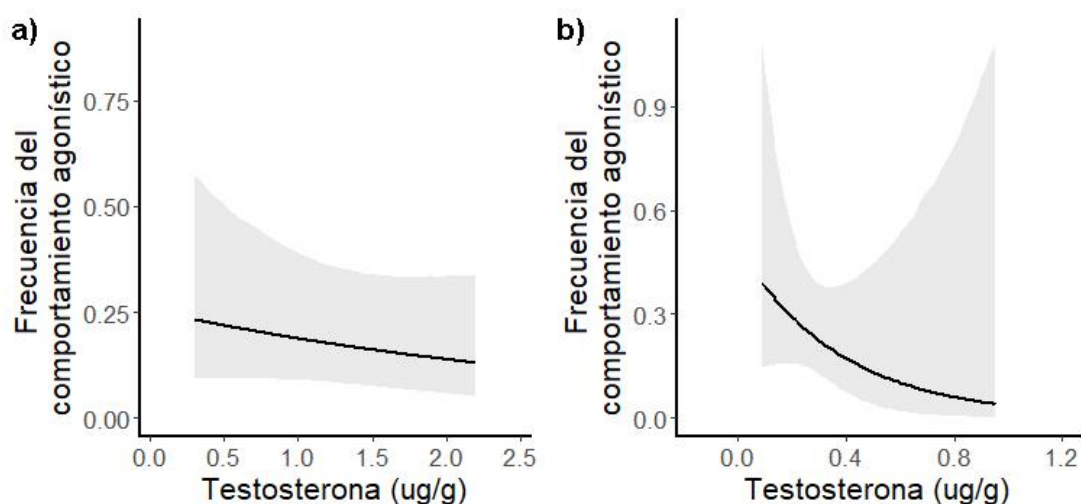


Figura 4.17: Relación entre la frecuencia del comportamiento agonístico durante el tiempo de observación y las concentraciones de metabolitos fecales de testosterona de machos adultos durante los periodos de a) Parición-apareamiento, b) Post-apareamiento. Las líneas negras representan estimaciones de la media y las bandas grises representan los intervalos de credibilidad del 95%.

Tabla 4.7: Resultados de los modelos de regresión lineal para explicar la variación del comportamiento agonístico en función de las concentraciones de metabolitos de testosterona. Se muestran los resultados de los modelos de presencia de comportamiento agonístico (agonístico binomial), frecuencia del comportamiento agonístico (frecuencia agonístico) y nivel de agresión del comportamiento agonístico (Nivel de agresión). Se presentan la estimación de los parámetros y los ICr del 95%. Se puede suponer un efecto estadísticamente significativo de un factor si el cero no está incluido en el ICr del 95% o si la diferencia de medias entre las estimaciones comparadas es superior a 0,95. Estos casos se presentan en negrita.

Periodo	Variable: nivel	Agonístico binomial			Frecuencia agonístico			Nivel de agresión		
		estimador	2,5	97,5	estimador	2,5	97,5	estimador	2,5	97,5
Formación de grupos	Intercepto	-1,78	-4,50	0,97	--	--	--	--	--	--
	Testosterona	3,04	-4,33	10,49	--	--	--	--	--	--
	Zona: Noreste ^a	-2,32	-5,01	0,34	--	--	--	--	--	--
Parición-apareamiento	Intercepto	-0,67	-2,94	1,60	-1,37	2,41	0,34	--	--	--
	Testosterona	0,75	-0,10	2,53	-0,30	0,92	0,31	--	--	--
	Zona:									
	Noreste ^a	1,85	0,08	3,62	0,19	0,66	1,05	--	--	--
Post-apareamiento	Intercepto	2,01	-0,52	4,55	-0,71	2,06	0,68	--	--	--
	Testosterona	-4,73	-11,05	1,63	-2,64	7,47	2,14	-0,70	4,30	3,01
	Zona:									
	Noreste ^a	0,34	-1,38	2,03	--	--	--	--	--	--

^a Nivel de referencia: Noroeste

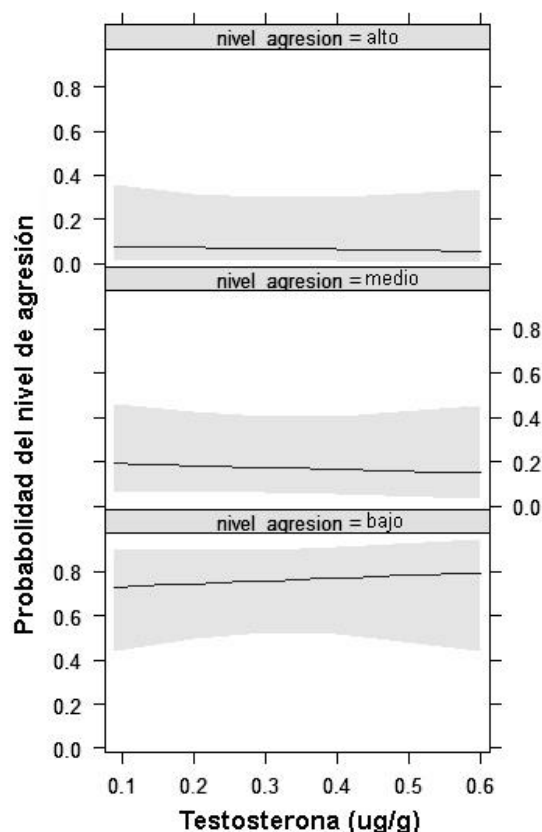


Figura 4.18: Relación entre los niveles de agresión del comportamiento agonístico y las concentraciones de metabolitos fecales de testosterona de machos adultos durante el periodo de Post-apareamiento. Las líneas negras representan estimaciones de la media y las bandas gris claro representan los intervalos de credibilidad del 95%.

Por último, sólo se pudo realizar el análisis de los niveles de agresión del comportamiento agonístico en el periodo post-apareamiento, ya que durante el periodo de parición-apareamiento de la temporada 2014-2015, sólo se observaron comportamientos de nivel bajo y medio, y para correr una regresión logística ordinal, se necesitan al menos tres niveles en la variable respuesta. De cualquiera manera y para realizar un análisis exploratorio en este periodo, se compararon las medias de las concentraciones de MFT de los machos que realizaron ambos niveles de agresión y se observó que no fueron diferentes entre sí (MFT en nivel bajo= $0,85\mu\text{g/g}$; MFT nivel medio= $0,82\mu\text{g/g}$; diferencia entre medias= $0,03$; ICr= $-0,46$; $0,48$).

Durante el periodo de post apareamiento, los resultados de la regresión logística ordinal mostraron que no se encontraron diferencias entre los niveles de agresión del comportamiento agonístico y las concentraciones de MFT (figura 4.18, tabla 4.7).

4.5 Discusión

4.5.1 Validación biológica

En este capítulo, se estudiaron por primera vez los perfiles de hormonas esteroideas, y su correlato en el comportamiento agonístico, de machos adultos de guanacos silvestres

durante la época reproductiva, en una población migratoria. Además, para poder interpretar correctamente los resultados obtenidos, se realizó por primera vez una validación biológica para estimar las concentraciones de metabolitos fecales de testosterona y cortisol, utilizado técnicas de enzima-inmunoensayo en esta especie. Esta metodología, que ya se había probado que era útil para evaluar la actividad de los ejes HHA y HHG en otras especies de camélidos sudamericanos (Arias et al. 2013), se ha extendido para *L. guanicoe* y puede ser utilizada como una herramienta útil para estudiar la modulación estacional de estos ejes, y además, cuantificar posibles eventos estresantes en esta especie.

En ambos casos, se encontraron los patrones de MFC y MFT esperados, es decir, un aumento de las concentraciones de MFC producto del protocolo de estrés de estrés realizado en los dos machos de la Estancia Los Peucos, y un aumento de los niveles de MFT en el pico de la época reproductiva, respondiendo a la modulación estacional de esta etapa (Mooring et al. 2004; Corlatti et al. 2012; Pavitt et al. 2015; Ovejero et al. 2016). En caso de la validación de cortisol, las concentraciones más altas de esta hormona se encontraron después de 31 horas en promedio (28-34 horas) del protocolo de estrés realizado. Este valor se encuentra en el mismo rango que los picos encontrados en alpacas y llamas (33 y 28 horas, respectivamente), luego de la estimulación del eje con ACTH (Arias et al. 2013). Tal como se describe en el estudio de Arias et al. (2013), los tiempos de las tres especies de camélidos son mayores que los estimados en otros rumiantes como vacas (*Bos taurus*), ovejas (*Ovis aries*), cabras (*Capra hircus*) y el ciervo colorado (*Cervus elaphus*), donde las concentraciones más altas fueron detectadas entre 10 y 18 horas posteriores al evento estresante (Palme et al. 1999; Huber et al. 2003; Kleinsasser et al. 2010). Se estima que el retraso en la excreción de MFC se debe a un tiempo de paso intestinal mucho más largo para las especies de camélidos sudamericanos, en comparación con otros rumiantes (Sponheimer et al. 2003; Arias et al. 2013).

4.5.2 Perfiles hormonales durante la época reproductiva

Los resultados obtenidos mostraron que los niveles de MFC aumentaron en el pico de la época reproductiva, en soporte a la hipótesis planteada (H2A). Patrones similares se han encontrado en la misma población bajo estudio (Ovejero 2013; Moreno 2014; Gregorio 2018), reforzando la idea de que los patrones que modelan el ciclo de vida de estos camélidos están fuertemente influenciados por la variación estacional en el requerimiento de energía para cubrir las funciones vitales (Romero 2002; Ovejero et al. 2016). Aunque muchas especies muestran niveles elevados de glucocorticoides durante la época reproductiva (Romero 2002), esto no indica necesariamente que los individuos estén crónicamente estresados (por ejemplo, por encima del umbral de homeostasis reactiva). Más bien, los niveles elevados de glucocorticoides durante la reproducción pueden jugar un papel en la regulación de las necesidades metabólicas durante este periodo. Durante la reproducción, los niveles basales elevados de glucocorticoides pueden ser en realidad predictivos de un alto éxito reproductivo en algunas especies (Creel et al. 2013). En este estudio, los valores de MFC se mantuvieron altos durante el periodo de post-apareamiento, tal como se observó en el estudio realizado por Ovejero et al. (2016), aunque no observó el mismo patrón en las dos temporadas reproductivas consideradas (mayores en la temporada 2014-2015). Esta interacción negativa con el año de muestreo también se observó en el comportamiento agonístico (ver Capítulo III, sección 3.4) y puede ser un ejemplo de cómo factores intrínsecos y extrínsecos se combinan en la modulación de los mediadores fisiológicos. Como se discutió en capítulos anteriores, la

productividad primaria en la primera temporada de muestreo fue menor que en la segunda (ver anexo 2: polígonos de vegetación). De esta manera, las variaciones ambientales, en este caso, una menor disponibilidad de alimento, y las etapas en el ciclo de vida de los individuos (la etapa reproductiva), pudieron haber generado que las concentraciones de MFC hayan respondido más fuertemente a las mayores demandas energéticas en la primera temporada de muestreo, para poder mantener la estabilidad de los parámetros fisiológicos (Romero et al. 2009).

Los resultados obtenidos también apoyan la segunda hipótesis planteada (H2B), relacionada con la zona de la reserva. Las concentraciones de MFC fueron mayores al Noreste del área de estudio durante la época reproductiva. Como se mencionó anteriormente, el NE es el área predilecta de reproducción de los animales, por lo tanto es esperable encontrar mayores concentraciones de MFC debido a una mayor demanda energética propias de los requerimientos reproductivos (comportamiento agonístico, territorialidad, apareamiento, entre otros). Los resultados obtenidos no coinciden con los encontrados en otros trabajos en la misma población. Ovejero (2013) y Moreno (2014), reportaron un patrón contrario, encontrando mayores niveles de MFC al Noroeste del área de estudio, y atribuyeron esta variación a las diferencias en la productividad primaria entre zonas. Sin embargo, ambos estudios se basaron en los perfiles hormonales anuales, por lo tanto estas comparaciones no son del todo contrastables.

La relación entre los niveles de los MFC y el ciclo biológico de los ungulados en general, es un tanto controversial (Corlatti et al. 2012). Aunque algunos estudios sugieren que el inicio de la temporada reproductiva puede desencadenar un pico de secreción de glucocorticoides (ejemplo, Creel 2001; Mooring et al. 2006), varias especies de ungulados no muestran este patrón (por ejemplo, el venado de cola blanca, *Odocoileus virginianus*: Bubenik et al. 1983; el venado moteado, *Axis axis*: Chapple et al. 1991; ciervo colorado, *Cervus elaphus*: Huber et al. 2003; rebeco pirenaico, *Rupicapra pyrenaica*: Dalmau et al. 2007). Sin embargo, muchos estudios no tomaron en cuenta las diferencias potenciales entre individuos pertenecientes a distintos rangos de dominancia. Por ejemplo, un estudio realizado en el rebeco reportó que los niveles de MFC aumentaron durante el celo sólo en machos territoriales y que si se hubieran considerado todos los machos, el efecto de la temporada de celo se hubiera diluido (Corlatti et al. 2012). De cualquier manera, este patrón tampoco es ubicuo. En otros trabajos, los niveles de MFC aumentan para todos los individuos durante la época reproductiva, pero con un rango diferente de amplitud según el rango de dominancia (Mooring et al. 2006). En esta investigación, los niveles de MFC aumentaron en el periodo de parición-apareamiento de manera similar para todos los machos de distintos grupos sociales, de manera contraria a lo planteado en la hipótesis H2C. Estos resultados no coinciden con los reportados por Ovejero (2013) y Moreno (2014), en el que se encontraron mayores niveles de MFC en machos solteros. Sin embargo, el número de machos solteros muestreados en este estudio fue muy bajo (n=5), en comparación con el resto de los grupos sociales, por lo tanto, es posible que, de haber una variación en esta unidad social, no haya sido posible estimarla con precisión. Por otro lado, valores similares de MFC entre machos solitarios y pertenecientes a grupos familiares, y la falta de una relación entre los machos familiares y el número de hembras en el grupo también han sido reportados previamente (Ovejero 2013), sugiriendo que la demanda

energética en machos territoriales es similar, independientes de la estrategia reproductiva adoptada.

En cuanto a las concentraciones de testosterona, los resultados obtenidos apoyaron la primera hipótesis planteada (H2A). Los niveles de MFT se triplicaron durante el pico de la época reproductiva, y en el periodo post-reproductivo, los valores disminuyeron a concentraciones similares a las encontradas en el periodo de formación de grupos. Aunque en esta tesis no se midieron las concentraciones de MFT durante todo el año, se sabe que estos valores se mantienen altos durante los meses diciembre y enero, y bajos fuera de la época reproductiva, durante el invierno (Ovejero 2013; Ovejero et al. 2016). Un aumento estacional en los niveles de andrógenos en machos está asociado a cambios morfológicos y fisiológicos relacionados con la reproducción, como por ejemplo, un aumento en la masa corporal, el aumento del tamaño testicular y la espermatogénesis (Mooring et al. 2004), y se ha reportado en una variedad de especies de mamíferos, como el bisonte (*Bison bison bison*; Mooring et al. 2004); el venado de agua chino (*Hydropotes inermis*; Mauget et al. 2007), el milú (*Elaphurus davidianus*; Li et al. 2001), el venado de las pampas (*Ozotoceros bezoarticus bezoarticus*; Pereira et al. 2005) y el goral chino (*Naemorhedus griseus*; Khonmee et al. 2014), entre otros.

A diferencia de lo planteado en la hipótesis H2B, no se encontró una relación entre los niveles de MFT y la zona del área de estudio. Estos resultados coinciden con lo reportado por Ovejero (2013) en el perfil hormonal realizado para todo el año, y sugieren que los aumentos en los niveles de testosterona estarían respondiendo a un ciclo endógeno y estacional y no estarían tan relacionados con el área en el que ocurre el mayor porcentaje de las cópulas (ver Capítulo III, sección 3.4.3.1). Los niveles de MFT tampoco variaron en función del grupo social al que pertenecía el macho registrado, en contraste a lo observado por Ovejero (2013), en el que se reportaron mayores concentraciones de andrógenos en machos solteros y valores similares entre solitarios y machos pertenecientes a grupos familiares. Tal como se explicó para el caso de los glucocorticoides, es posible que el bajo número de muestras obtenidas para machos de esta unidad social en esta tesis haya enmascarado algún tipo de efecto del grupo social. En su trabajo, Ovejero (2013) atribuye el resultado encontrado a la falta de una jerarquía establecida dentro de los grupos de machos solteros y a los encuentros agonísticos para definir los territorios o las jerarquías internas en los grupos. Sin embargo, en esta investigación no se observó una mayor frecuencia o duración de estas interacciones en machos solteros (ver Capítulo III). En otras especies de mamíferos, es común encontrar diferencias entre machos subordinados y dominantes, aunque en general se encontró que estos últimos presentan mayores niveles de testosterona. Este patrón se ha observado por ejemplo, en el lobo etíope (*Canis simensis*; Van Kesteren et al. 2012), el bisonte (Mooring et al. 2004) y el rebeco (Corlatti et al. 2012), entre otros. En algunos casos, sin embargo, los resultados fueron diferentes. En el muflón, no se encontraron diferencias entre el rango social y los niveles de testosterona, una vez que se corrigieron los datos por la edad de los animales (Pelletier et al. 2003), y en el venado de agua chino, no se observó una variación en los niveles de esta hormona entre machos territoriales y no territoriales (Mauget et al. 2007). Por otro lado, dentro de un mismo grupo social como los grupos familiares, una relación positiva entre los niveles de MFT en machos pertenecientes a esta unidad social y el número de hembras en el grupo podría estar asociado al estímulo que puede producir la proximidad a hembras receptivas (Wingfield et al. 1990), y también ha sido reportado en otras especies (Muller &

Wrangham 2004a). En conjunto, los trabajos mencionados y los resultados de esta tesis demuestran que las relaciones entre los niveles de andrógenos y los grupos sociales o los rangos de dominancia son muy variables y laxas, de modo que no es posible establecer una regla, de la misma manera que sucede con la relación entre estos atributos de las especies y los niveles de glucocorticoides, y por lo tanto, también es importante tener en cuenta otras características de las especies como el sistema de apareamiento y el comportamiento.

4.5.3 El rol de las hormonas sobre el comportamiento agonístico

En este capítulo, se analizó por primera vez en una especie de camélido sudamericano, la relación entre las hormonas esteroideas de los ejes HHA y HHG y el comportamiento agonístico a lo largo de la época reproductiva, y los resultados obtenidos han sido variados. En primer lugar, la hipótesis H3A que planteó que la probabilidad de presencia de este comportamiento no se correlaciona con los niveles de MFC recibió soporte. La relación entre estas dos variables fue distinta en cada periodo de la época reproductiva, pero ninguna de ellas fue significativa. Generalmente, todo macho que realiza al menos un comportamiento agonístico, comienza con comportamientos de nivel bajo de agresión, como las orejas bajas o la cola levantada (Panbianco, observación personal), que no requieren una demanda energética extra. Por otro lado, también se plantearon las hipótesis que establecen que la frecuencia y los niveles de agresión del comportamiento agonístico se encuentran relacionados positivamente con los niveles de cortisol, debido a la mayor demanda energética requerida (H3B y H3C). Los resultados obtenidos no mostraron soporte a la hipótesis H3B, ya que no se encontró una relación entre la frecuencia de interacciones agresivas y los niveles de MFC en los tres periodos de la época reproductiva, mientras que para la hipótesis H3C, los resultados obtenidos estuvieron de acuerdo a lo planteado, al menos en uno de los periodos de la época reproductiva. Durante el periodo de parición-apareamiento, una mayor probabilidad de niveles de agresión medio y alto estuvo relacionada con mayores concentraciones de MFC. En conjunto, estos resultados sugieren que mayores niveles de cortisol asociados al comportamiento agonístico estarían relacionados en mayor medida a un aumento en la demanda energética (por ejemplo por persecuciones y peleas) y no a un estrés social, sobretodo, si se tiene en cuenta que tampoco se observaron diferencias en los niveles de MFC entre machos de distintos grupos sociales, territoriales y no territoriales, ni tampoco se observó que los machos dominantes de grupos familiares hayan tenido mayores frecuencias de comportamientos agonísticos, como sucede en otras especies (ver Capítulo III sección 3.4; Creel et al. 2013). La relación entre los glucocorticoides y las interacciones agresivas en la literatura es diversa entre las especies de mamíferos estudiadas, y poco se ha llevado a cabo en ungulados (o se han establecido relaciones de manera indirecta). Por ejemplo, en el bisonte los niveles de MFC se correlacionaron positivamente con el rango de dominancia, el cual fue estimado a partir de la proporción de interacciones agonísticas ganadas (Mooring et al. 2006). En especies de primates, como el mono caí (*Cebus apella nigrilus*), una especie poligínica, la frecuencia del comportamiento agonístico intragrupos e intergrupos en machos, no se correlacionó con las concentraciones de MFC (Lynch et al. 2002). En otro estudio donde se compararon dos especies de babuinos con diferencias en su estructura social (una con una jerarquía de dominancia marcada y otra no), tampoco se observó una relación entre los niveles de glucocorticoides y el comportamiento agonístico (Kalbitzer et al. 2015). Por el contrario, en el chimpancé (*Pan troglodytes schweinfurthii*), se encontró una relación positiva entre los

niveles de cortisol medidos en orina, la tasa de agresión y el rango de dominancia (Muller & Wrangham 2004b). En una revisión realizada en carnívoros sociales (Creel 2005), se concluyó que altos niveles de glucocorticoides son un costo de la dominancia, pero sin embargo, la relación entre esta hormona esteroidea y el comportamiento agonístico no se presentó de la misma manera entre las tres especies estudiadas. Mientras que para la mangosta enana hembra (*Helogale parvula*), la relación entre estas variables fue positiva, para los machos de esta especie y para el perro salvaje africano (*Lycaon pictus*) y el lobo (*Canis lupus*), no se observó ninguna relación. En conjunto, todos los antecedentes presentados y los resultados obtenidos en el presente trabajo demuestran que nuevamente, la relación entre los glucocorticoides y los aspectos sociales de las especies, como el rango de dominancia y las interacciones agresivas, parecería ser más compleja y depender de varios aspectos relacionados, por ejemplo, con el sistema social, las características ambientales y las diferencias entre sexos, entre otros. En guanacos, la relación encontrada entre MFC y los niveles de agresión del comportamiento agonístico estaría relacionada entonces, con el costo energético asociado al despliegue de estos comportamientos. En este sentido, más estudios son necesarios para establecer de manera más precisa esta relación y evaluar si por ejemplo, la agresión puede ser socialmente estresante en formas que no se detectaron hasta el momento (Muller & Wrangham 2004b; Creel 2005; Creel et al. 2013).

En cuanto a la relación entre las concentraciones de MFT y el comportamiento agonístico, los resultados también han sido diversos. En primer lugar, si bien la relación entre los niveles de MFT y la probabilidad de presencia del comportamiento agonístico ocurrió en la dirección esperada según la hipótesis planteada (H3A) en los periodos de formación de grupos y parición-apareamiento, este aumento no fue significativo. Esta falta de significancia podría estar relacionada al tamaño muestral (n=29 formación de grupos; n=38 parición-apareamiento). Además, en general, los niveles de testosterona se relacionan con interacciones agresivas asociadas a fines reproductivos, en vez de otras formas de agresión (ver Capítulo III, sección 3.1; Moyer 1968), por lo tanto, era esperable no encontrar una relación entre la presencia de este comportamiento y el periodo de post-apareamiento. Como se describió en la introducción del presente capítulo, de acuerdo a la Hipótesis del Desafío (Wingfield et al. 1990), los machos pueden mostrar niveles elevados de testosterona durante la temporada reproductiva (por ejemplo, en caballos salvajes, Khalil et al. 1998; macacos de cola larga, *Macaca fascicularis*: Girard-Buttoz et al. 2015), en presencia de hembras receptivas (por ejemplo, en chimpancés, *Pan troglodytes*: Muller y Wrangham, 2004), durante los periodos de cuidado de la pareja (por ejemplo, *M. fascicularis*: Girard-Buttoz et al. 2015) o durante la competencia relacionada con el establecimiento de rangos de dominancia (por ejemplo, en el muflón, *Ovis canadensis*, Pelletier et al. 2003). Además, también se describió cómo los niveles de testosterona se pueden relacionar con los distintos sistemas de apareamiento (Wingfield et al. 1990). En este sentido, las hipótesis H3B y H3C planteadas pusieron a prueba estas predicciones, y los resultados obtenidos parecen estar en sintonía con lo planteado por la Hipótesis del Desafío. Durante el periodo de parición-apareamiento no se observó una relación entre la frecuencia del comportamiento agonístico y los niveles de MFT, y si bien no se pudo realizar el análisis de regresión logística ordinal durante este periodo, también se observó que las medias de MFT no fueron diferentes entre los machos que realizaron comportamientos de nivel bajo y medio de agresión. De esta manera, los resultados

obtenidos refuerzan la idea de una falta de repuesta de la testosterona frente a los encuentros agresivos en especies poligínicas, debido a que esta hormona se encuentra cerca de su máximo fisiológico (Wingfield et al. 1990; Hirschenhauser & Oliveira 2006; Goymann et al. 2007). Las predicciones de la Hipótesis del Desafío han sido mucho más estudiadas en mamíferos primates y roedores (Cavigelli & Pereira 2000; Lynch et al. 2002; Soto-Gamboa et al. 2005), por lo tanto, los resultados obtenidos aportan nueva información acerca de la extensión de estas predicciones en otros taxones. En ungulados, si bien se han reportado estudios en los que relacionaron el comportamiento y los niveles de andrógenos, no se encontraron ejemplos en los que estas predicciones se hayan puesto a prueba de manera explícita. Entre las especies de ungulados estudiadas, se pueden citar los siguientes ejemplos: en el muflón, el venado de las pampas y en el milú, la relación positiva entre los niveles de MFT y la tasa de interacciones agonísticas fue significativa (Li et al. 2001; Pelletier et al. 2003; Pereira et al. 2005).

En conclusión, los resultados analizados en este capítulo confirman la hipótesis que el ambiente social afecta los ejes HHA y HHG, elevando la secreción de glucocorticoides y testosterona, debido a un aumento en las interacciones sociales y la demanda energética de la época reproductiva (Ovejero et al. 2016). Además, se observó que la relación entre la agresión y estas hormonas ha sido diversa, y si bien estas interacciones representan potencialmente un aumento de la demanda energética en guanacos, otras variables son plausibles de tener un rol en la modulación de la secreción de glucocorticoides. En este sentido, será interesante evaluar la relación de estas hormonas esteroideas con otras categorías de comportamiento, como los relacionados con la reproducción.

Capítulo 5. Conclusiones generales



5.1 Conclusiones generales

En los animales que viven en grupos, la competencia por recursos de todo tipo está mediada por mecanismos sociales que operan dentro del grupo en el que viven y entre grupos (Clutton-Brock & Huchard 2013). Los efectos de la competencia por parejas y territorios están relacionados con varios componentes del fitness y comúnmente influyen en el crecimiento, la fecundidad y la supervivencia de los individuos (Clutton-Brock & Huchard 2013). Esta tesis aporta nueva información sobre aspectos relacionados con la sociabilidad en una población migratoria de guanacos silvestres, centrada en tres periodos identificados dentro de la época reproductiva. En primer lugar, se analizó la abundancia de la población y de los machos de esta especie en función de atributos ambientales y antrópicos, mediante la aplicación de Modelos de Densidad de Superficie. En segundo lugar, se evaluaron los factores ecológicos y sociales que influyen en el comportamiento agonístico entre machos y se generaron nuevas hipótesis acerca de las estrategias reproductivas alternativas en guanacos. Por último, se describieron los mecanismos fisiológicos (mediados por los ejes HHA y HHG) que modulan el comportamiento agonístico en machos de guanacos silvestres, a partir de la aplicación de métodos no invasivos. En la tabla 5.1, y a modo de conclusión general, se destacan los principales resultados obtenidos en cada periodo identificado dentro de la época reproductiva en esta población migratoria de guanacos silvestres que habita la Reserva La Payunia.

Los resultados obtenidos durante el periodo de formación de grupos (septiembre-octubre) sugieren que este es un momento de mucha inestabilidad social, en el cual los animales aún se encuentran migrando, utilizando zonas de manera transitoria hasta que se efectiviza el establecimiento de los territorios por parte de los machos territoriales y se definen más claramente los grupos sociales. Durante este periodo, la probabilidad de observar comportamientos agonísticos entre machos fue baja, y es posible que las interacciones agresivas relacionadas con el establecimiento de los territorios hayan ocurrido más adelante en el tiempo y por lo tanto, no se hayan observado durante las campañas realizadas. En este sentido, sería interesante completar el escenario y observar qué ocurre durante los meses que no fueron relevados (fines de octubre-noviembre).

Los resultados obtenidos durante el periodo de parición-apareamiento (mediados de diciembre-mediados de enero) son acordes al pico de la época reproductiva. Los individuos fueron más abundantes en áreas de mayor EVI y bajo riesgo de depredación, y aumentó la probabilidad de presencia de comportamientos agonísticos. Todos estos cambios vinieron acompañados de aumentos en las concentraciones de metabolitos de cortisol, debido a la alta demanda energética, y de testosterona, responsable de las principales funciones reproductivas en machos.

Además, las variables medidas fueron sensibles a la variabilidad ambiental que puede ocurrir entre años. De esta manera, se observó que durante el periodo de post-apareamiento (febrero) de la temporada 2014-2015, con menor productividad primaria, los individuos se distribuyeron en áreas de mayor riesgo de depredación, y además las interacciones agonísticas se mantuvieron altas, posiblemente debido a la competencia por el alimento y no a aspectos reproductivos. Estas variaciones también se evidenciaron en mayores concentraciones de MFC, debido a una combinación de factores intrínsecos y extrínsecos (ver Capítulo IV).

Tabla 5.1: Compilación de los principales resultados obtenidos a lo largo de la época reproductiva en la población de guanacos de la Reserva La Payunia.

	Época reproductiva		
	Formación de grupos	Parición-apareamiento	Post-apareamiento
Abundancia de la población en función de características del ambiente (Capítulo II)	- Abundancia estimada de la población en áreas de bajo EVI y alto riesgo de depredación.	- Abundancia estimada de la población en áreas de mayor EVI y bajo riesgo de depredación.	- Abundancia estimada de la población en áreas de mayor EVI. Resultados diferentes para el riesgo según temporada de muestreo.
Abundancia de los machos en función de características del ambiente y atributos sociales (Capítulo II)	- Mayor número de machos en función de grupos de hembras y en áreas de mayor EVI. Mayor abundancia relativa hacia el NE del área de estudio.	- Mayor número de machos en función de grupos de hembras y en áreas de mayor EVI. Mayor abundancia relativa hacia el NE del área de estudio.	- Mayor número de machos en función de grupos de hembras y en áreas de menor EVI. Mayor abundancia relativa hacia el NE del área de estudio.
Probabilidad de presencia de comportamientos agonísticos (Capítulo III)	- Baja presencia del comportamiento agonístico.	- Mayor presencia del comportamiento agonístico.	- Interacción negativa entre comportamiento agonístico y la temporada de muestreo para las tres variables analizadas (menor en 2016-2017).
Duración y frecuencia del comportamiento agonístico (Capítulo III)	- Duración y frecuencia del comportamiento agonístico similar entre el periodo de formación de grupos y de parición-apareamiento.		
Niveles de agresión del comportamiento agonístico (Capítulo III)	- Niveles de agresión del comportamiento agonístico similares en los tres periodos.		
Perfil hormonal de MFC (Capítulo IV)	- Bajas concentraciones de metabolitos fecales de cortisol (MFC).	- Incremento en las concentraciones de MFC.	- Incremento en las concentraciones de MFC. Interacción negativa entre las concentraciones de MFC y la temporada de muestreo (menor en 2016-2017).

Perfil hormonal de MFT (Capítulo IV)	- Bajas concentraciones de metabolitos fecales de testosterona (MFT).	- Incremento en las concentraciones de MFT.	- Disminución en las concentraciones de MFT.
Relación entre el comportamiento agonístico y las concentraciones de MFC (Capítulo IV)	- No se observó una relación entre la presencia o la frecuencia del comportamiento agonístico y las concentraciones de MFC en los tres periodos.		
Relación entre los niveles de agresión del comportamiento agonísticos y las concentraciones de MFC (Capítulo IV)	- No se observó una relación entre los niveles de agresión del comportamiento agonísticos y las concentraciones de MFC.	- La probabilidad de observar niveles de agresión intermedios y altos aumentó con las concentraciones de MFC.	- No se observó una relación entre los niveles de agresión del comportamiento agonísticos y las concentraciones de MFC.
Relación entre el comportamiento agonístico y las concentraciones de MFT (Capítulo IV)	- No se observó una relación entre la presencia del comportamiento agonístico y las concentraciones de MFT en los tres periodos.		
Relación entre el comportamiento agonístico y las concentraciones de MFT (Capítulo IV)	-----	- No se observó una relación entre la frecuencia del comportamiento agonístico y las concentraciones de MFT en ninguno de los dos periodos.	
Relación entre los niveles de agresión del comportamiento agonísticos y las concentraciones de MFT (Capítulo IV)	-----	-----	- No se encontraron diferencias entre los niveles de agresión del comportamiento agonístico y las concentraciones de MFT.

En conjunto, en la población migratoria de guanacos de La Payunia, fue posible observar cambios a distintos niveles y escalas relacionadas con el ciclo de vida de esta especie y que también responden a sus características migratorias, como los cambios en la distribución y abundancia de la población y la variación en la estabilidad de las unidades sociales a lo largo de la época reproductiva.

Además de la escala temporal, también se tuvieron en cuenta otras variables como la identidad de los grupos sociales y las variables relacionadas con la calidad del ambiente. En primer lugar, se observó que los grupos sociales influyeron de manera diferencial en la respuesta del comportamiento agonístico. En los machos pertenecientes a grupos mixtos se observó una mayor presencia, frecuencia y nivel de agresión del comportamiento agonístico, posiblemente relacionado al mayor tamaño de grupo y a la presencia de múltiples machos en estas unidades sociales. Así, los grupos mixtos son posiblemente más susceptibles a los encuentros agonísticos y a la competencia intrasexual. Además, estos resultados parecen estar relacionados sólo con manifestaciones comportamentales y no tienen un correlato hormonal, ya que ni las concentraciones de MFC ni MFT mostraron diferencias entre grupos sociales. En segundo lugar, de las variables ambientales estimadas, sólo algunas influyeron en la abundancia de los animales y el comportamiento agonísticos entre machos. Como se discutió previamente es posible que la escala a la fueron estimadas estas variables haya sido demasiado grande y no refleje la respuesta comportamental de los individuos. En particular, la mayor duración del comportamiento agonístico en ambientes mixtos (pastizal/arbustal), podría estar relacionada con la estrategia reproductiva en defensa de los recursos descripta para esta especie (Franklin 1983). Los machos pasarían más tiempo defendiendo territorios de alta calidad forrajera. En este sentido, los tipos de vegetación mixta tienen una gran diversidad de plantas y los guanacos en esos ambientes tienen una mejor calidad de dieta, lo que sugiere un mejor contenido nutricional del forraje (Gregorio 2018).

Finalmente, por primera vez en guanacos silvestres, se pusieron a prueba hipótesis y modelos conceptuales que relacionaron las concentraciones de hormonas esteroideas y el comportamiento agonístico y se plantearon nuevas hipótesis con respecto a la plasticidad de estrategias reproductivas alternativas, que sientan las bases para realización de nuevos interrogantes e investigaciones.

5.2 Perspectivas de conservación

Los resultados de esta tesis refuerzan la importancia de las reservas naturales como núcleos de conservación de procesos ecofisiológicos y adaptativos de las poblaciones naturales que en ellas habitan. Generar nueva información acerca de la distribución espacial y los comportamientos relacionados con la reproducción de una población migratoria de guanacos silvestres en un área con escaso avance antrópico, ofrece la posibilidad de establecer un punto de comparación para esta especie en condiciones naturales. Además, los resultados de esta tesis han reforzado el reconocimiento del sitio NE de La Payunia como un área de gran importancia para la reproducción. Este último aporte posee un gran potencial y ayudaría, por ejemplo, a la actualización del Plan de Manejo de la Reserva La Payunia (Ley N° 8.224, 2010),

contribuyendo a determinar criterios de zonificación tendientes a la conservación de esta especie y su ecosistema.

Con respecto a los aporte ecofisiológicos de la presente tesis, y de acuerdo con Wikelski y Cooke (2006), se destaca la importancia real y potencial que poseen este tipo de disciplinas en la contribución a través de nuevas herramientas, evidencias y modelos conceptuales que aporten a la conservación de la biodiversidad. Estos autores plantean la importancia de que los investigadores abocados a la ecofisiología busquen en sus trabajos la importancia en los aportes que pueden estar haciendo a la conservación, a través de un campo relativamente nuevo, denominado *fisiología de la conservación*, como punto de partida para refinar sus objetivos y aplicaciones, y aportando con estrategias para las futuras generaciones de agentes de conservación de la biodiversidad. En este sentido, la medición de parámetros fisiológicos en condiciones naturales puede representar una contribución significativa a la biología de la conservación ayudando a entender los mecanismos a través de los cuales los organismos se enfrentan a los ambientes cambiantes. Las técnicas de endocrinología de campo han avanzado rápidamente en los últimos años y pueden proporcionar información sustancial sobre el crecimiento, el estrés y el estado reproductivo de los individuos, proporcionando así una mejor comprensión de las respuestas actuales y futuras de las poblaciones a los cambios en el medio ambiente (McCormick & Romero 2017). De esta manera, el perfil hormonal de MFC y MFT estimado en machos adultos de guanacos silvestres a lo largo de la época reproductiva, y su correlato con las interacciones agonísticas resulta un insumo fundamental que permite comprender cómo estos atributos guardan relación en un escenario ambiental cambiante y, asimismo, genera preguntas asociadas a la fisiología de la conservación tales como: ¿Cómo se verían afectados los perfiles hormonales en un escenario de desertificación?, ¿Cuáles son los mínimos requisitos que debe cumplir el ambiente para asegurar la supervivencia?, ¿Qué tan amplio es el rango adaptativo de los guanacos en la Patagonia Norte?, ¿Qué impactos antrópicos ejercen efecto sobre los patrones reproductivos en las poblaciones silvestres?

5.3 Direcciones futuras

Del presente trabajo se identifican nuevos interrogantes a ser estudiados a futuro, en función de los resultados obtenidos en cada uno de los capítulos, que implican una serie de nuevas hipótesis necesarias a ser contrastadas:

- Con respecto a la distribución espacial de los individuos: La selección de recursos de un animal puede ser vista como un proceso jerárquico en el que un individuo selecciona primero su área de acción dentro del rango de distribución de la especie, y luego selecciona entre los diversos tipos de hábitat dentro de ese rango (Johnson 1980). Reconocer la naturaleza jerárquica de la selección es esencial, ya que puede afectar las conclusiones sobre la disponibilidad y el uso de los diferentes recursos (Johnson 1980). En este sentido, sería interesante utilizar las herramientas de modelado espacialmente explícito como los modelos de densidad de superficie, para evaluar las variables que influyen en los distintos niveles de selección, tanto a escala poblacional como en cada sexo por separado, ya que además de ampliar el

conocimiento biológico de la especie, comprender cómo responden los animales a la variabilidad temporal y espacial a diferentes escalas resulta fundamental para diseñar programas de investigación y monitoreo ecológico (Wiens 1989).

- Con respecto al comportamiento a lo largo de la época reproductiva: Existe un gran potencial en la integración de los atributos comportamentales reproductivos con los modelos de demanda de energía propios del ciclo de vida del guanaco. En particular, el modelo bifásico planteado por Gregorio (2018) podría representar un marco conceptual de integración adecuado. Este modelo bifásico considera la modulación anual de las demandas de energía, medidas a partir de las concentraciones de mediadores fisiológicos, donde operan componentes de carácter nutricional y reproductivo, en diferentes momentos del ciclo anual de los guanacos silvestres (Fases I y II, respectivamente). Este modelo carece de un componente etológico, por lo que resulta importante indagar con mayor profundidad acerca de cómo el comportamiento podría tener algún tipo de influencia en la modulación de la demanda energética. Se han reportado evidencias acerca de la relación entre comportamientos agonísticos de defensa del territorio por parte de machos territoriales (Taraborelli et al, 2011; Ovejero, 2012, Ovejero et al. 2016) que van de la mano de las predicciones de este modelo, sobre todo para la fase II, donde el componente energético-reproductivo estaría relacionado con una elevación de los niveles de glucocorticoides. Esto quiere decir que comportamientos de agresión, de competencia y de defensa de los territorios (que son más frecuentes en la época reproductiva) implican una mayor demanda energética que se traduce en un ajuste alostático evidenciable a través de incrementos en las concentraciones de glucocorticoides.

Por otra parte, sería interesante poder comparar los resultados de la población de guanacos silvestres de La Payunia en relación a la modulación del comportamiento agonístico, con otras poblaciones de guanacos, tanto migratorias como sedentarias. ¿Son las mismas variables las que modulan estas interacciones en otras poblaciones con otros atributos ambientales? ¿Y en otras poblaciones de ungulados territoriales?

- Con respecto a la plasticidad en las estrategias reproductivas de guanacos: Esta tesis plantea por primera vez la existencia de distintas estrategias reproductivas alternativas en *L. guanicoe* que abren un abanico de nuevas preguntas para describir de manera más precisa en qué situaciones se pueden encontrar esta plasticidad y si, por ejemplo, puede tener características de un lek. Para ello, sería importante realizar un marcado y seguimiento de los machos solitarios para estimar la varianza reproductiva, ya que una de las premisas de este tipo de estrategias es la alta varianza reproductiva entre los individuos que forman parte del lek (Thirgood et al. 1999; Davies et al. 2012). En este sentido, en simultáneo con las actividades del presente trabajo de tesis, se ha diseñado un dispositivo electrónico que permite el marcado remoto y temporal de los animales con pinturas de diferentes colores. Este aparato ha sido construido, y si bien todavía se encuentra en fase de prueba, se espera que pueda ser operativo en el corto plazo.

Por otra parte, también sería interesante explorar y estudiar el presupuesto de energía que tanto los machos solitarios como los familiares dedican al

comportamiento reproductivo. Esta información también será valiosa para entender las diferentes estrategias adoptadas.

- Con respecto a la regulación hormonal y la reproducción: En especies con intensa competencia por el apareamiento, los individuos pueden adoptar estrategias reproductivas alternativas, tal como fue planteado en esta tesis. Se considera en general que el esfuerzo reproductivo, definido como la asignación de recursos energéticos a la reproducción, se encuentra contrapuesto con la capacidad del individuo para defenderse de los patógenos. La base fisiológica de este compromiso está relacionada con las distintas funciones de la testosterona. Además de potenciar y aumentar la posibilidad de apareamiento, esta hormona está asociada con una disminución de la función inmunológica (por ejemplo, un aumento en la carga parasitaria, Corlatti et al. 2012). En este sentido, sería interesante indagar acerca de la regulación hormonal de las distintas estrategias reproductivas planteadas y la interacción entre los niveles hormonales, el esfuerzo de apareamiento y la susceptibilidad de la función inmune. Esta información puede ser muy útil a la hora de tratar de comprender el mantenimiento de las estrategias reproductivas alternativas, ya que en última instancia puede contribuir a modular el equilibrio diferencial entre el éxito reproductivo individual y las oportunidades de supervivencia.

Los aportes de esta tesis amplían el conocimiento biológico de base de las poblaciones naturales de guanacos y refuerzan el valor adaptativo de la especie a los ambientes donde habitan. En particular, se aportan nuevos datos biológicos intrínsecos a la especie y en relación con aspectos ambientales y antrópicos que permiten conocer con mayor profundidad e integración la dinámica social del guanaco y generan nueva información que sirve de herramienta para el manejo de esta especie.

Bibliografía citada

- ABRAMSKY, Z., M. L. ROSENZWIEG, & A. SUBACH. 2002. The costs of apprehensive foraging. *Ecology* 83:1330–1349.
- ABRAMSKY, Z., E. STRAUSS, A. SUBACH, B. P. KOTLER, & A. RIECHMAN. 1996. The effect of barn owls (*Tyto alba*) on the activity and microhabitat selection of *Gerbillus allenbyi* and *G. pyramidum*. *Oecologia* 105:313–319.
- ACEBES, P., J. TRABA, J. E. MALO, R. OVEJERO, & C. E. BORCHI. 2010. Density and habitat use at different spatial scales of a guanaco population (*Lama guanicoe*) in the Monte desert of Argentina. *Mammalia* 74:57–62.
- ADAMCZAK, V. G., & R. I. M. DUNBAR. 2008. Variation in the mating system of oribi and its ecological determinants. *African Journal of Ecology* 46:197–206.
- ADKINS-REGAN, E. 2005. *Hormones and Animal Social Behavior*. Princeton University Press, Princeton and Oxford.
- AGÜERO BLANCH, V. O. 1971. Malarge, Pueblo trashumante. Separata de la revista: Pág. Anales de Arqueología y Etnología, Tomo XXIV-XXV, Mendoza.:208–223.
- ALCOCK, J. 1987. The effects of experimental manipulation of resources on the behavior of two calopterygid damselflies that exhibit resource-defense polygyny. *Canadian Journal of Zoology* 65:2475–2482.
- ALCOCK, J. 2013. *Animal behavior : an evolutionary approach*. Sinauer Associates.
- ALERSTAM, T., & A. HEDENSTROM. 1998. The Development of Bird Migration Theory. *Journal of Avian Biology* 29:343–369.
- ALEXANDER, R., J. HOOGLAND, R. HOWARD, K. NOONAN, & P. SHERMAN. 1979. Sexual dimorphisms and breeding systems in pinnipeds, ungulates, primates and humans. P. 402–435. in *Evolutionary biology and human social behavior: an anthropological perspective* (N. Chapman & W. Irons, eds.). MA: Duxbury Press, North Scituate.
- ALTMAN, J. 1974. Observational Study of Behavior: Sampling Methods. *Behaviour* 49:227–267.
- AMAYA, J., J. VON THÜNGEN, & D. DE LAMO. 2001. Relevamiento y distribución de guanacos en la Patagonia.
- ANDERSON, E. W., & R. J. SHERZINGER. 1975. Improving quality of winter forage for elk by cattle grazing. *Journal of Range Management* 28:120–125.
- ARIAS, N., M. REQUENA, & R. PALME. 2013. Measuring faecal glucocorticoid metabolites as a non-invasive tool for monitoring adrenocortical activity in South American camelids. *Animal Welfare* 22:25–31.
- AROS, L., & L. QUIROGA. 2012. Protección integral de la fauna silvestre desde las Áreas protegidas, sistematización y análisis de la información, áreas naturales protegidas de zona sur de Mendoza, Argentina. X Congreso Internacional de Manejo de Fauna Silvestre en la Amazonia y América Latina. Salta, Argentina.
- ARZAMENDIA, Y., C. BONACIC, & B. VILÁ. 2010. Behavioural and physiological consequences of

- capture for shearing of vicuñas in Argentina 125:163–170.
- ARZAMENDIA, Y., A. E. CARBAJO, & B. VILÁ. 2018. Social group dynamics and composition of managed wild vicuñas (*Vicugna vicugna vicugna*) in Jujuy, Argentina. *Journal of Ethology* 36:125–134.
- ARZAMENDIA, Y., & B. VILÁ. 2015. Vicugna habitat use and interactions with domestic ungulates in Jujuy, Northwest Argentina. *Mammalia* 79:267–278.
- AUGUSTINE, D. J. 2004. Influence of Cattle Management on Habitat Selection By Impala on Central Kenyan Rangeland. *Journal of Wildlife Management* 68:916–923.
- BAHAMONDE, N., S. MARTIN, & A. P. SBRILLER. 1986. Diet of guanaco and red deer in Neuquen Province, Argentina. *Journal of Range Management* 39:22–24.
- BAIGÚN, J. R., M. L. BOLKOVIC, M. B. AUED, M. C. PUMA, & R.P.SCANALO. 2008. Manejo de fauna Silvestre en Argentina: primer censo nacional de camélidos silvestres al norte del Río Colorado. -1a ed. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, Buenos Aires.
- BALDI, R. ET AL. 2006. Plan nacional de manejo del guanaco (*Lama guanicoe*). Secretaría de Ambiente y desarrollo Sustentable de la Nación.
- BALDI, R. ET AL. 2010. Guanaco management in patagonian rangelands: a conservation opportunity on the brink of collapse. Pp. 266–290 in *Wild Rangelands: Conserving Wildlife While Maintaining Livestock in Semi-Arid Ecosystems*. (J. Du Toit, R. Kock & J. Deutsch, eds.). Wiley-Blackwell.
- BALDI, R., S. ALBON, & D. ELSTON. 2001. Guanacos and sheep: Evidence for continuing competition in arid Patagonia. *Oecologia* 129:561–570.
- BALDI, R. B. ET AL. 2016. *Lama guanicoe*. The IUCN Red List of Threatened Species.
- BALDI, R., A. PELLIZA-SBRILLER, D. ELSTON, & S. ALBON. 2004. High Potential for Competition between Guanacos and Sheep in Patagonia. *The Journal of Wildlife Management* 68:924–938.
- BALDI, R., R. ROSE, & A. J. NOVARO. 2013. Setting priorities to conserve guanacos in South America.
- BALDWIN, J. 1986. A new factor in evolution. *The American Naturalist* 30:441–451, 536–553.
- BALMFORD, A., A. M. ROSSER, & S. D. ALBON. 1992. Correlates of female choice in resource-defending antelope. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 31:107–114.
- BANK, M. S., R. J. SARNO, & W. L. FRANKLIN. 2003. Spatial distribution of guanaco mating sites in southern Chile: Conservation implications. *Biological Conservation* 112:427–434.
- BARON, V., E. MAPFUMO, & A. DICK. 2002. Grazing intensity impacts on pasture carbon and nitrogen flow. *Journal of Range Management* 55:535–541.
- BARROSO, F. G., C. L. ALADOS, & J. BOZA. 2000. Social hierarchy in the domestic goat: effect on food habits and production.
- BATEMAN, A. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity* 2:349–368.
- BATES, D. ET AL. 2018. Linear Mixed-Effects Models using “Eigen” and S4.

- <<http://dk.archive.ubuntu.com/pub/pub/cran/web/packages/lme4/lme4.pdf>>.
- BECK, J. L., & J. M. PEEK. 2005. Diet composition, forage selection, and potential for forage competition among elk, deer, and livestock on aspen-sagebrush summer range. *Rangeland Ecology and Management* 58:135–147.
- BECKER, J. B., & S. M. BREEDLOVE. 2002. Introduction to Behavioral Endocrinology. *Behavioral Endocrinology*:3–38.
- BEKOFF, M., T. J. DANIELS, & J. L. GITTLEMAN. 1984. Life history patterns and the comparative social ecology of carnivores. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15:191–232.
- BELL, R. H. V. 1971. A grazing ecosystem in the Serengiti. *Scientific American* 225:86–94.
- BENHAIEM, S. ET AL. 2012. Validation of an enzyme immunoassay for the measurement of faecal glucocorticoid metabolites in spotted hyenas (*Crocuta crocuta*). *General and Comparative Endocrinology* 178:265–271.
- BERGIN, T. M. 1992. Habitat Selection by the Western Kingbird in Western Nebraska: A Hierarchical Analysis. *The Condor* 94:903–911.
- BERTOLINO, S., N. C. DI MONTEZEMOLO, & B. BASSANO. 2009. Food-niche relationships within a guild of alpine ungulates including an introduced species. *Journal of Zoology* 277:63–69.
- BHOLA, N., J. O. OGUTU, M. Y. SAID, H. P. PIEPHO, & H. OLFF. 2012. The distribution of large herbivore hotspots in relation to environmental and anthropogenic correlates in the Mara region of Kenya. *Journal of Animal Ecology* 81:1268–1287.
- BILDER, C. R., & T. M. LOUGHIN. 2015. *Analysis of Categorical Data with R*. CRC Press.
- BISIGATO, A. J., & M. B. BERTILLER. 1997. Grazing effects on patchy drylands vegetation in northern Patagonia. *Journal of Arid Environments* 36:639–64.
- BISIGATO, A. J., & M. B. BERTILLER. 2004. Temporal and Micro-Spatial Patterning of Seedling Establishment . Consequences for Patch Dynamics in the Southern Monte, Argentina . *Plant Ecology* 174:235–246.
- BISSONETTE, J. A., & M. J. STEINKAMP. 1996. Bighorn sheep response to ephemeral habitat fragmentation by cattle. *Great Basin Naturalist* 56:319–325.
- BJØRNERAAS, K., I. HERFINDAL, E. J. SOLBERG, B.-E. SÆTHER, B. VAN MOORTER, & C. M. ROLANDSEN. 2012. Habitat quality influences population distribution, individual space use and functional responses in habitat selection by a large herbivore. *Oecologia* 168:231–243.
- BLANK, D. A., & W. YANG. 2014. Does social status of males change their aggressive behavior repertoire in goitered gazelle (*Gazella subgutturosa guld.*, 1780)? *Behavioural Processes* 108:20–26.
- BLEICH, V., R. BOWYER, & J. WEHAUSEN. 1997. Sexual segregation in mountain sheep: resources or predation? *Wildlife Monographs* 134:3–50.
- BLUMSTEIN, D. T., J. C. DANIEL, J. G. ARDRON, & C. S. EVANS. 2002. Does Feeding Competition Influence Tammar Wallaby Time Allocation? *Ethology* 108:937–945.
- BOLGERI, M. J. 2016. Caracterización de movimientos migratorios en guanacos (*Lama guanicoe*) y patrones de depredación por pumas (*Puma concolor*) en la Payunia, Mendoza.

- BOLKER, B. M. 2017. Tools for general maximum likelihood estimation. *Cran R Project*:1–29.
- BON, R., & R. CAMPAN. 1996. Unexplained sexual segregation in polygamous ungulates: a defense of an ontogenetic approach. *Behavioural Processes* 38:131–154.
- BONACIC, C., R. E. FEBER, & D. W. MACDONALD. 2006. Capture of the vicuña (*Vicugna vicugna*) for sustainable use: Animal welfare implications. *Biological Conservation* 129:543–550.
- BONACIC, C., & D. W. MACDONALD. 2003. The physiological impact of wool-harvesting procedures in vicuñas (*Vicugna vicugna*). *Animal Welfare*. 12:387–402.
- BONACIC, C., D. W. MACDONALD, & G. VILLOUTA. 2003. Adrenocorticotrophin-induced stress response in captive vicuñas (*Vicugna vicugna*) in the Andes of Chile. *Animal Welfare* 12:369–385.
- BORGNA, M., B. L. VILÁ, & M. H. CASSINI. 2008. Interaction between wild camelids and livestock in an Andean semi-desert. *Journal of Arid Environments* 72:2150–2158.
- BOROWIK, T., N. PETTORELLI, L. SÖNNICHSEN, & B. JĘDRZEJEWSKA. 2013. Normalized difference vegetation index (NDVI) as a predictor of forage availability for ungulates in forest and field habitats. *European Journal of Wildlife Research* 59:675–682.
- BOUISSOU, M.-F. 1983. Androgens, Aggressive Behaviour and Social Relationships in Higher Mammals. *Hormone research* 18:43–61.
- BOWYER, R. T. 1984. Sexual segregation in Southern mule deer. *Journal of Mammalogy* 65:410–417.
- BOWYER, R. T. 2004. Sexual segregation in Ruminants: Definitions, hypothesis and implications for conservation and management. *Journal of Mammalogy* 85:1039–1052.
- BOWYER, R. T., J. L. RACHLOW, K. M. STEWART, & V. VAN BALLEMBERGHE. 2011. Vocalizations by Alaskan moose: Female incitation of male aggression. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65:2251–2260.
- BOYCE, M. S. 1979. Seasonality and patterns of natural selection for life histories. *The American Naturalist* 114:569–583.
- BOYCE, M. S. ET AL. 2003. Scale and heterogeneity in habitat selection by elk in Yellowstone National Park. *Écoscience* 10:421–431.
- BOZINOVIC, F., & M. CANALS. 2007. Fisiología ecológica de mamíferos: Compromisos y Restricciones en el uso de la energía. Pp. 267–287 in *Mamíferos de Chile*.
- BRAIN, P. 1979. Hormones, drugs and aggression. *Annual Research Review* 3:1–38.
- BRASHARES, J. S., & P. ARCESE. 2002. Role of forage, habitat and predation in the behavioural plasticity of a small African antelope. *Journal of Animal Ecology* 71:626–638.
- BRAVO, P., M., FOWLER, G., STABENFELD, & B. L. LASLEY. 1990. Endocrine responses in the llama to copulation. *Theriogenology* 33:891–899.
- BRIFFA, M., & L. U. SNEDDON. 2010. Contest Behavior. Pp. 246–266 in *Evolutionary Behavioral Ecology* (D. F. Westneat & C. Fox, eds.). Oxford University Press, New York.

- BRO-JØRGENSEN, J. 2011. Intra- and Intersexual Conflicts and Cooperation in the Evolution of Mating Strategies: Lessons Learnt From Ungulates. *Evolutionary Biology* 38:28–41.
- BROMLEY, P. T. 1991. Manifestations of social dominance in pronghorn bucks 29:147–164.
- BRONSON, F. H., & B. E. ELEFThERIOU. 1964. Chronic physiological effects of fighting in mice. *General and Comparative Endocrinology* 4:9–14.
- BROWN, J. S. 1988. Patch use as an indicator of habitat preference, predation risk, and competition. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 22:37–47.
- BROWN, J. S., & B. P. KOTLER. 2004. Hazardous duty pay and the foraging cost of predation. *Ecology Letters* 7:999–1014.
- BUBENIK, G. A., A. B. BUBENIK, D. SCHAMS, & J. F. LEATHERLAND. 1983. Circadian and circannual rhythms of LH, FSH, testosterone (T), prolactin, cortisol, T3 and T4 in plasma of mature, male white-tailed deer. *Comparative biochemistry and physiology. A, Comparative physiology* 76:37–45.
- BUCK, C. L., & B. M. BARNES. 2003. Androgen in free-living arctic ground squirrels: Seasonal changes and influence of staged male-male aggressive encounters. *Hormones and Behavior* 43:318–326.
- BUCKLAND, S. T., D. R. ANDERSON, K. P. BURNHAM, & J. L. LAAKE. 1993. *Distance Sampling: Estimating Abundance of Biological Populations*. Chapman and Hall, London.
- BUCKLAND, S. T., D. R. ANDERSON, K. P. BURNHAM, J. L. LAAKE, D. L. BORCHERS, & L. THOMAS. 2001. *Introduction to Distance Sampling*. Oxford University Press, Oxford.
- BURGI, V. 2005. Radio de acción y uso de hábitat en hembras de guanaco (*Lama guanicoe*) en el NE de Chubut. Universidad Nacional de la Patagonia.
- BURHMAN, K. ., & D. R. ANDERSON. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference. A practical Information-Theoretic Approach*. Springer.
- BURKEPILE, D. E. ET AL. 2013. Habitat selection by large herbivores in a southern African savanna: the relative roles of bottom-up and top-down forces. *Ecosphere* 4:Article 139.
- BUSO, J. M., M. F. PONZIO, V. DABBENE, M. F. DE CUNEO, & R. D. RUIZ. 2005. Assessment of urine and fecal testosterone metabolite excretion in *Chinchilla lanigera* males. *Animal Reproduction Science* 86:339–351.
- CABRERA, A., & J. YEPES. 1940. *Mamíferos Sud Americanos: Vida, costumbres y descripción*. Ediar, Compañía Argentina de Editores, Buenos Aires.
- CAJAL, J. L., & N. E. LÓPEZ. 1987. El puma como depredador de camélidos silvestres en la Reserva San Guillermo, San Juan, Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 60:87–91.
- CAMPBELL, E. G., & R. L. JOHNSON. 1983. Food habits of mountain goats, mule deer, and cattle on Chopaka Mountain, Washington, 1977–1980. *Journal of Range Management* 36:488–491.
- CANDIA, R., S. PUIG, A. DALMASSO, F. VIDELA, & E. MARTÍNEZ CARRETERO. 1993. Diseño del Plan de Manejo para la reserva provincial La Payunia (Malargüe, Mendoza),. *Multequina* 2:5–87.
- CARMANCHAHI, P. D. ET AL. 2011. Physiological response of wild guanacos to capture for live shearing. *Wildlife Research* 38:61–68.

- CARMANCAHI, P. D. ET AL. 2014. Effects of live-shearing on population parameters and movement in sedentary and migratory populations of guanacos *Lama guanicoe*. *Oryx* 49:1–9.
- CARMANCAHI, P. D., & C. MARULL. 2012. Protocolo de Buenas Prácticas de Manejo de Guanacos (*Lama guanicoe*) Silvestres.
- CARO, T. 1989. Determinants of asociality in felids. Pp. 41–74 in *Comparative socioecology: the behavioural ecology of humans and other mammals* (R. . Standen, V.Foley, ed.). Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- CARRANZA, J. 1995. Female attraction by males versus sites in territorial rutting red deer. *Animal Behaviour* 50:445–453.
- CARROLL, S., & P. CORNELI. 1999. The evolution of behavioral norms of reaction as a problem in ecological genetics. Pp. 53–68 in *Geographic Variation in Behavior*. (S. Foster & J. Endler, eds.). Oxford Univ Press, New York.
- CASAMIQUELA, R. M. 1983. La significación del guanaco (*Lama guanicoe*) en el ámbito pampeano-patagónico: aspectos corológico, ecológicos, etológicos y etnográficos. *Mundo Ameghiniano* 4:21–46.
- CAVIGELLI, S. A. 1999. Behavioural patterns associated with faecal cortisol levels in free-ranging female ring-tailed lemurs, *Lemur catta*. *Animal Behaviour* 57:935–944.
- CAVIGELLI, S. A., & M. E. PEREIRA. 2000. Mating season aggression and fecal testosterone levels in male ring-tailed lemurs (*Lemur catta*). *Hormones and behavior* 37:246–255.
- CHAIKINA, N. A., & K. E. RUCKSTUHL. 2006. The Effect of Cattle Grazing on Native Ungulates: The Good, the Bad, and the Ugly. *Rangelands* 28:8–14.
- CHAPPLE, R. S., A. W. ENGLISH, R. C. MULLEY, & E. E. LEPHERD. 1991. Haematology and serum biochemistry of captive unsedated chital deer (*Axis (Cervus) axis*) in Australia. *Journal of Wildlife Diseases* 27:396–406.
- CHROUSOS, G. P., & P. W. GOLD. 1992. The concepts of stress and stress system disorders. Overview of physical and behavioral homeostasis. *JAMA* 267:1244–52.
- CLUTTON-BROCK, T. H. 1974. Primate social organization and ecology. *Nature* 250:539–542.
- CLUTTON-BROCK, T. H. 1977. *Primate ecology : studies of feeding and ranging behaviour in lemurs, monkeys, and apes*. Academic Press.
- CLUTTON-BROCK, T. H. 1989a. Mammalian mating systems. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 236:339–372.
- CLUTTON-BROCK, T. H. 1989b. Review Lecture: Mammalian Mating Systems. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 236:339–372.
- CLUTTON-BROCK, T. H. 2017. Reproductive competition and sexual selection. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 372:1–22.
- CLUTTON-BROCK, T. H., J. C. DEUTSCH, & R. J. C. NEFDT. 1993. The evolution of ungulate leks. *Animal Behaviour* 46:1121–1138.
- CLUTTON-BROCK, T. H., D. GREEN, M. HIRAIWA-HASEGAWA, & S. D. ALBON. 1988. Passing the buck:

- resource defence, lek breeding and mate choice in fallow deer. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 23:281–296.
- CLUTTON-BROCK, T. H., F. E. GUINNESS, & S. D. ALBON. 1982. Red deer: behavior and ecology of two sexes. University of Chicago Press, Chicago.
- CLUTTON-BROCK, T. H., & P. H. HARVEY. 1977. Primate ecology and social organization. *Journal of Zoology* 183:1–39.
- CLUTTON-BROCK, T. H., & E. HUCHARD. 2013. Social competition and selection in males and females. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 368.
- CLUTTON-BROCK, T. H., & G. A. PARKER. 1992. Potential reproductive rates and the operation of sexual selection. *Quarterly Review of Biology* 67:437–456.
- CONRADT, L. 1998. Measuring the degree of sexual segregation in group-living animals. *Journal of Animal Ecology* 67:217–226.
- CONRADT, L., H. CLUTTON, & D. THOMSON. 1999. Habitat segregation in ungulates: are males forced into suboptimal foraging habitats through indirect competition by females? *Oecologia* 119:367–377.
- CONRADT, L., & T. ROPER. 2005. Consensus decision making in animals. *Trends in Ecology and Evolution* 20:449–456.
- CONTRERAS, M., B. GONZÁLEZ, & F. NOVOA. 2006. Patrón de migración altitudinal y rango de hogar de guanacos en un ambiente andino del centro norte de Chile. Pp. 79–92 in *Minería y Biodiversidad*.
- COOK, C. J., D. J. MELLOR, P. J. HARRIS, J. R. INGRAM, & L. R. MATTHEWS. 2000. Hands-on and hands-off measurement of stress. P. 123–146. in *The Biology of Animal Stress*. (J. A. Moberg, G.P., Mench, ed.). CABI Publishing, New York.
- CORLATTI, L., S. BÉTHAZ, A. VON HARDENBERG, B. BASSANO, R. PALME, & S. LOVARI. 2012. Hormones, parasites and male mating tactics in Alpine chamois: Identifying the mechanisms of life history trade-offs. *Animal Behaviour* 84:1061–1070.
- CREEL, S. 2001. Social dominance and stress hormones. *Trends in Ecology and Evolution* 16:491–497.
- CREEL, S. 2005. Dominance, Aggression, and Glucocorticoid Levels in Social Carnivores. *Journal of Mammalogy* 86:255–264.
- CREEL, S., B. DANTZER, W. GOYMANN, & D. R. RUBENSTEIN. 2013. The ecology of stress: Effects of the social environment. *Functional Ecology* 27:66–80.
- CREEL, S., D. E. WILDT, & S. L. MONFORT. 1993. Aggression, Reproduction, and Androgens in Wild Dwarf Mongooses: A Test of the Challenge Hypothesis. *The American Naturalist* 141:816–825.
- CREEL, S., J. J. WINNIE, B. MAXWELL, K. HAMLIN, & M. CREEL. 2005. Elk alter habitat selection as an antipredator response to wolves. *Ecology* 86:3387–3397.
- CRISTOL, D. 1995. Early arrival, initiation of nesting, and social status: an experimental study of breeding female red-winged black- birds. *Behavioral Ecology* 6:87–93.

- CUÉLLAR, E., & A. FUENTES. 2000. Censo aéreo de guanacos *Lama guanicoe* en el Chaco cruceño. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 8:83–90.
- CUNAZZA, C., S. PUIG, & L. VILLALBA. 1995. Situación actual del guanaco y su ambiente. Pp. 27–50 in *Técnicas para el manejo del guanaco*. UICN (S. Puig, ed.).
- DAGET, P., & J. POISSONET. 1971. Une méthode d'analyse phytologique des prairies; critères d'application. *Annales Agronomiques* 22:5–41.
- DALMAU, A., A. FERRET, G. CHACON, & X. MANTECA. 2007. Seasonal changes in fecal cortisol metabolites in Pyrenean chamois. *Journal of Wildlife Management* 71:190–194.
- DANELL, K., L. EDENIUS, & P. LUNDBERG. 1991. Herbivory and tree stand composition: moose patch use in winter. *Ecology* 72:1350–1357.
- DARMON, G., C. CALENGE, A. LOISON, J. M. JULLIEN, D. MAILLARD, & J. F. LOPEZ. 2012. Spatial distribution and habitat selection in coexisting species of mountain ungulates. *Ecography* 35:44–53.
- DARWIN, C. 1859. *On the Origin of Species*. Murray, London.
- DARWIN, C. 1871. *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. Murray, London.
- DAVIES, N. B., J. R. KREBS, & S. A. WEST. 2012. *An introduction to Behavioural Ecology*. Wiley-Blackwell.
- DENHARD, M., M. . CLAUSS, M. LECHNER-DOLL, H. MEYER, & R. PALME. 2001. Noninvasive monitoring of adrenocortical activity in roe deer (*Capreolus capreolus*) by measurement of fecal cortisol metabolites. *General and Comparative Endocrinology* 123:111–12.
- DEUTSCH, J. C. 1994. Lekking by Default: Female Habitat Preferences and Male Strategies in Uganda Kob. *Journal of Animal Ecology* 63:101–115.
- DODSON, G. 1997. Resource defense mating system in antlered flies *Phytalmia spp.* *Annals of the Entomological Society of America* 90:496–504.
- DONADIO, E., S. W. BUSKIRK, & A. J. NOVARO. 2012. Juvenile and adult mortality patterns in a vicuña (*Vicugna vicugna*) population. *Journal of Mammalogy* 93:1536–1544.
- DONADIO, E., A. J. NOVARO, S. W. BUSKIRK, A. WURSTTEN, M. S. VITALI, & M. J. MONTEVERDE. 2010. Evaluating a potentially strong trophic interaction: Pumas and wild camelids in protected areas of Argentina. *Journal of Zoology* 280:33–40.
- DUFFY, J., & N. PETTORELLI. 2012. Exploring the relationship between NDVI and African elephant population density in protected areas. *African Journal of Ecology* 50:455–463.
- DUNBAR, R. I. M. 1982. Intraspecific variations in mating strategy. P. 385–431. in *Perspectives in Ethology* (P. Bateson & P. Klopfer, eds.). Plenum, New York.
- DUSEK, G. L. 1975. Range relations of mule deer and cattle in prairie habitat. *Journal of Wildlife Management* 39:605–616.
- DUSSAULT, C., J.-P. OUELLET, R. COURTOIS, J. HUOT, L. BRETON, & J. LAROCHELLE. 2004. Behavioural responses of moose to thermal conditions in the boreal forest. *Écoscience* 11:321–328.
- EARLEY, R. L., & L. A. DUGATKIN. 2010. *Evolutionary Behavioral Ecology*. Evolutionary Behavioral

Ecology. New York.

- EBENSPERGER, L. A. 2001. A review of the evolutionary causes of rodent group-living. *Acta Theriologica* 46:115–144.
- EBENSPERGER, L. A., & D. T. BLUMSTEIN. 2006. Sociality in New World hystricognath rodents is linked to predators and burrow digging. *Behavioral Ecology* 17:410–418.
- EMLEN, S. T. 1982. The Evolution of Helping. I. An Ecological Constraints Model. Source: *The American Naturalist* 119:29–39.
- EMLEN, S. T., & L. W. ORING. 1977. Ecology, Sexual Selection, and the Evolution of Mating Systems. *Science* 197:215–223.
- ESPMARK, Y. 1964. Rutting behaviour in reindeer *Rangifer tarandus* L. *Animal Behaviour* 12:159–163.
- ESTES, R. D. 1969. Territorial behavior of the wildebeest (*Connochaetes taurinus*). *Zeitschrift für Tierpsychologie* 26:284–370.
- ESTES, R. D. 1991. *The behavior guide to African mammals*. Berkeley, CA.
- FAIRBAIRN, D., W. BLANCKENHORN, & T. SZEKELY. 2007. *Sex, size and gender roles*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- FAO. 1992. Estrategias para el Manejo y Aprovechamiento Racional del Guanaco (*Lama guanicoe*). Documento Técnico N 9. Oficina Regional de la FAO para América Latina y el Caribe. Proyecto FAO/PNUMA sobre manejo de áreas silvestres, áreas protegidas y vida silv.
- FENN, M. G. P., & D. W. MACDONALD. 1995. Use of middens by red foxes: risk reverses rhythms of rats. *Journal of Mammalogy* 76:130–136.
- FERGUSON, S. H. 2002. The effects of productivity and seasonality on life history: comparing age at maturity among moose (*Alces alces*) populations. *Global Ecology & Biogeography* 11:303–312.
- FISHER, D. O., & I. P. OWENS. 2000. Female home range size and the evolution of social organization in macropod marsupials. *Journal of Animal Ecology* 69:1083–1098.
- FISLER, G. F. 1969. *Mammalian organizational systems*. Los Angeles County Museum of Natural History.
- FLOCKHART, D. T. T. ET AL. 2017. Regional climate on the breeding grounds predicts variation in the natal origin of monarch butterflies overwintering in Mexico over 38 years. *Global Change Biology* 23:2565–2576.
- FLORES, C. E., G. DEFERRARI, L. COLLADO, J. ESCOBAR, & A. SCHIAVINI. 2018. Spatial abundance models and seasonal distribution for guanaco (*Lama guanicoe*) in central Tierra del Fuego, Argentina. *PLoS ONE* 13:1–14.
- FORTIN, D., H. L. BEYER, M. S. BOYCE, D. W. SMITH, T. DUCHESNE, & J. S. MAO. 2005. Wolves influence elk movements: Behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park. *Ecology* 86:1320–1330.
- FOWLER, M. 2010. *Medicine and Surgery of Camelids*. Third. Wiley-Blackwell.

- FRANK, D. 1998. Ungulate regulation of ecosystem processes in Yellowstone National Park: direct and feedback effects. *Wildlife Society Bulletin B* 26:410–418.
- FRANKLIN, W. L. 1982. Biology, Ecology and Relationship to man of the south american camelids. Pp. 457–489 in *Mammalian Biology in South America* (M. A. Marer & H. H. Genoways, eds.). University of Pittsburgh, Pittsburgh.
- FRANKLIN, W. L. 1983. Contrasting socioecologies of South America's wild camelids: The vicuña and the guanaco. Pp. 573–629 in *Advances in the Study of Mammalian Behavior* (Eisemberg & Kleiman, eds.). Special Pu. The Am. Soc. of Mammalogists.
- FRANKLIN, W. L., F. M. BAS, C. F. BONACIC, C. P. CUNAZZA, & V. SOTO, NICOLAS. 1997. Striving to Manage Patagonia Guanacos for Sustained Use in the Grazing Agroecosystems of Southern Chile. *Wildlife Society Bulletin* 25:65–73.
- FRANKLIN, W. L., & W. E. JOHNSON. 1994. Hand capture of newborn open-habitat ungulates: the south american guanaco. *Wildlife Society Bulletin* 22:253–259.
- FRANKLIN, W. L., & J. W. LIEB. 1979. The social organization of a sedentary population of North American elk: a model for understanding other populations. Pp. 185–198 in *North American Elk: Ecology, Behavior, and Management*. (M. Boyce & L. Harden-Wing, eds.). University of Wyoming.
- FRITZ, H., M. DE GARINE-WICHATITSKY, & G. LETESSIER. 1996. Habitat Use by Sympatric Wild and Domestic Herbivores in an African Savanna Woodland: The Influence of Cattle Spatial Behaviour. *The Journal of Applied Ecology* 33:589.
- FRITZ, M. A. 1985. Population dynamics and harvestability of the Patagonian guanaco. Iowa State University., Ames, Iowa.
- FRYXELL, J. M. 1987. Lek Breeding and Territorial Aggression in White-eared Kob. *Ethology* 75:211–220.
- FRYXELL, J. M. 1991. Forage quality and aggregation by large herbivores. *The American Naturalist* 138:478–498.
- FRYXELL, J. M., J. F. WILMSHURST, & A. R. E. SINCLAIR. 2004. Predictive models of movement by Serengeti grazers. *Ecology* 85:2429–2435.
- FUENTES, E. R., & M. MUÑOZ. 1995. The human role in changing landscapes in central Chile: Implications for intercontinental comparisons. P. 401–417. in *Ecology and Biogeography of Mediterranean Ecosystems in Chile, California, and Australia*. (M. T. K. Arroyo, P. H. Zedler & M. D. Fox, eds.). Springer-Verlag, New York, USA.
- FUNES, M. C., A. J. NOVARO, & A. CARMANHAHI, P. D. GONZÁLEZ. 2002. Relevamiento poblacional de guanacos en la estancia Ache-Có, departamento Collón Cura, Neuquén.
- FUNES, M., P. D. CARMANHAHI, G. SANCHEZ ALDAO, & O. PAILACURA. 2003. Relevamiento poblacional de guanacos en la estancia Piedra del Águila, departamento Collón Cura, Neuquén. Departamento de Fauna Terrestre, C.E.A.N., Dirección Provincial de Producción.
- GAILLARD, J.-M., M. FESTA-BIANCHET, & N. YOCOZ. 1998. Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends in Ecology and Evolution* 13:58–63.

- GALLINA, S. 1993. White-tailed deer and cattle diets at La Michilia, Durango, Mexico. *Journal of Range Management* 46:467–492.
- GARAY, G., W. L. FRANKLIN, R. J. SARNO, & W. E. JOHNSON. 1995. Development of juvenile guanaco social behavior: first study on a wild population from the Chilean Patagonia. *Revista Chilena de Historia Natural* 68:429–438.
- GARCÍA FERNÁNDEZ, J. 1993. Análisis del mercado de pelos finos de camélidos de la Argentina. P. 24–44. in *Taller sobre producción y comercialización de fibras especiales*. INTA. EEA Bariloche.
- GARCIA PEREIRA, R. J., J. M. BARBANTI DUARTE, & J. A. NEGRÃO. 2006. Effects of environmental conditions, human activity, reproduction, antler cycle and grouping on fecal glucocorticoids of free-ranging Pampas deer stags (*Ozotoceros bezoarticus bezoarticus*). *Hormones and Behavior* 49:114–122.
- GELIN, M. L., L. C. BRANCH, D. H. THORNTON, A. J. NOVARO, M. J. GOULD, & A. CARAGIULO. 2017. Response of pumas (*Puma concolor*) to migration of their primary prey in Patagonia. *PLoS ONE* 12:1–16.
- GELMAN, A., & J. HILL. 2007. *Data analysis using regression and multilevel/hierarchical models*. Cambridge:651.
- GERSICK, A. S., & D. I. RUBENSTEIN. 2017. Physiology modulates social flexibility and collective behaviour in equids and other large ungulates. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 372:20160241.
- GIRARD-BUTTOZ, C., M. HEISTERMANN, E. RAHMI, M. AGIL, P. AHMAD FAUZAN, & A. ENGELHARDT. 2015. Androgen correlates of male reproductive effort in wild male long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*): A multi-level test of the challenge hypothesis. *Physiology & Behavior* 141:143–153.
- GITTLEMAN, J. L. 1989. *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution*. Comstock Publishing Associates, Ithaca, NY.
- GODVIK, I. M. R., L. E. LOE, J. O. VIK, V. VEIBERG, R. LANGVATN, & A. MYSTERUD. 2009. Temporal scales, trade-offs, and functional responses in red deer habitat selection. *Ecology* 90:699–710.
- GOLDBERG, J. L., J. W. A. GRANT, & L. LEFEBVRE. 2001. Effects of the temporal predictability and spatial clumping of food on the intensity of competitive aggression in the Zenaida dove. *Behavioral Ecology* 12:490–495.
- GONZÁLEZ, B. A., R. E. PALMA, B. ZAPATA, & J. C. MARIN. 2006. Taxonomic and biogeographical status of guanaco *Lama guanicoe* (Artiodactyla, Camelidae). *Mammal Review* 36:157–178.
- GONZÁLEZ, B., & P. ACEBES. 2016. Reevaluación del guanaco para la Lista Roja de la UICN: situación actual y recomendaciones a futuro. *GECS News*.
- GONZÁLEZ COLL, M. M. 2008. Crianceros trashumantes patagónicos: un modo de producción que se resiste a desaparecer. *Universidad Nacional del Sur. Tefros* 6:1–15.
- GOODSON, J. L., & A. H. BASS. 2001. Social behavior functions and related anatomical characteristics of vasotocin/vasopressin systems in vertebrates. *Brain research. Brain*

research reviews 35:246–65.

- GORDON, I. J. 1988. Facilitation of red deer grazing by cattle and its impact on red deer performance. *Journal of Applied Ecology* 25:1–10.
- GOSLING, L. M. 1986. The evolution of mating strategies in male antelopes. Pp. 244–281 in *Ecological aspects of social evolution* (D. I. Rubenstein & R. W. Wrangham, eds.). Princeton University Press., Princeton, NJ.
- GOWARD, S. N., R. H. WARING, D. G. DYE, & J. YANG. 1994. Ecological remote sensing at OTTER: satellite macroscale observations. *Ecological Applications* 4:322–343.
- GOYMANN, W., M. L. EAST, & H. HOFER. 2003. Defense of Females, but Not Social Status, Predicts Plasma Androgen Levels in Male Spotted Hyenas. *Physiological and Biochemical Zoology* 76:586–593.
- GOYMANN, W., M. M. LANDYS, & J. C. WINGFIELD. 2007. Distinguishing seasonal androgen responses from male-male androgen responsiveness-Revisiting the Challenge Hypothesis. *Hormones and Behavior* 51:463–476.
- GOYMANN, W., E. MÖSTL, T. VAN'T HOF, M. L. EAST, & H. HOFER. 1999. Noninvasive Fecal Monitoring of Glucocorticoids in Spotted Hyenas, *Crocuta crocuta*. *General and Comparative Endocrinology* 114:340–348.
- GOYMANN, W., C. P. VILLAVICENCIO, & B. APFELBECK. 2015. Does a short-term increase in testosterone affect the intensity or persistence of territorial aggression? - An approach using an individual's hormonal reactive scope to study hormonal effects on behavior. *Physiology and Behavior* 149:310–316.
- GOYMANN, W., & J. C. WINGFIELD. 2004. Allostatic load, social status and stress hormones: The costs of social status matter. *Animal Behaviour* 67:591–602.
- GREENWOOD, P. J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* 28:1140–1162.
- GREGORIO, P. F. 2018. La calidad de la dieta de guanacos silvestres y su influencia sobre mediadores fisiológicos indicadores de la demanda energética. Universidad de Buenos Aires.
- GREGORY, L. F., & J. R. SCHMID. 2001. Gregory, L.F., Schmid, J.R., Stress responses and sexing of wild Kemp's Ridley Sea Turtles (*Lepidochelys kempii*) in the Northeastern Gulf of Mexico. *General and Comparative Endocrinology* 124:66–74.
- GROVES, C., & P. GRUBB. 2011. *Ungulate Taxonomy*. The John Hopkins University Press, Baltimore.
- GUISAN, A., & W. THUILLER. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8:993–1009.
- HALLIDAY, T. R. 1983. The study of mate choice. Pp. 3–32 in *Mate choice* (P. Bateson, ed.). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- HAMILTON, G. D., & H. P. WEEKS JR. 1985. Cortisol and aldosterone comparisons of cottontail rabbits collected by shooting, trapping, falconry. *Journal of Wildlife Diseases* 31:40–42.

- HANLEY, M. E., B. B. LAMONT, M. M. FAIRBANKS, & C. M. RAFFERTY. 2007. Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 8:157–178.
- HANSEN, B. B., I. HERFINDAL, R. AANES, B. SÆTHER, & S. HENRIKSEN. 2009. Functional response in habitat selection and the tradeoffs between foraging niche components in a large herbivore. *Oikos* 118:859–872.
- HARLOW, H. J., T. D. I. BECK, L. M. WALTERS, & S. S. GREENHOUSE. 1990. Seasonal serum glucose, progesterone, and cortisol levels of black bears (*Ursus americanus*). *Canadian Journal of Zoology* 68:183–187.
- HARPER, J. M., & S. N. AUSTAD. 2000. Fecal Glucocorticoids: A Noninvasive Method of Measuring Adrenal Activity in Wild and Captive Rodents. *Physiological and Biochemical Zoology* 73:12–22.
- HARVEY, P. H., M. KAVANAGH, & T. H. CLUTTON-BROCK. 1978. Sexual dimorphism in primate teeth. *Journal of Zoology* 186:475–485.
- HEBBLEWHITE, M., & E. H. MERRILL. 2007. Multiscale wolf predation risk for elk: Does migration reduce risk? *Oecologia* 152:377–387.
- HEBBLEWHITE, M., E. H. MERRILL, & T. L. McDONALD. 2005. Spatial decomposition of predation risk using resource selection functions: An example in a wolf-elk predator-prey system. *Oikos* 111:101–111.
- HEDLEY, S. L., & S. T. BUCKLAND. 2004. Spatial models for line transect sampling. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 9:181–199.
- HEITHAUS, M. R., & L. M. DILL. 2002. Food availability and tiger shark predation risk influence bottlenose dolphin habitat use. *Ecology* 83:480–491.
- HENRÍQUEZ, J. M. 2004. Influencia de los defecaderos de camélidos sobre el desarrollo vegetal y riqueza de especies en morrenas glaciales, Tierra del Fuego. *Revista Chilena de Historia Natural* 77:501–508.
- HERFINDAL, I., J. D. C. LINNELL, J. ODDEN, E. B. NILSEN, & R. ANDERSEN. 2005. Prey density, environmental productivity and home-range size in the Eurasian lynx (*Lynx lynx*). *Journal of Zoology* 265:63–71.
- HERFINDAL, I., J.-P. TREMBLAY, B. B. HANSEN, E. J. SOLBERG, M. HEIM, & B.-E. SAETHER. 2009. Scale dependency and functional response in moose habitat selection. *Ecography* 32:849–859.
- HIBERT, F. ET AL. 2010. Spatial avoidance of invading pastoral cattle by wild ungulates: Insights from using point process statistics. *Biodiversity and Conservation* 19:2003–2024.
- HIRSCHENHAUSER, K., K. KOTRSCHAL, & E. MÖSTL. 2005. Synthesis of Measuring Steroid Metabolites in Goose Feces. *Ann. N.Y. Acad. Sci* 1046:138–153.
- HIRSCHENHAUSER, K., & R. F. OLIVEIRA. 2006. Social modulation of androgens in male vertebrates: Meta-analyses of the challenge hypothesis. *Animal Behaviour* 71:265–277.
- HOBBS, N. T., D. L. BAKER, G. D. BEAR, & D. C. BOWDEN. 1996. Ungulate grazing in Sagebrush Grassland: Mechanisms of resource competition. *Ecological Applications* 6:200–217.

- HOBBS, T. J. 1995. The use of NOAA-AVHRR NDVI data to assess herbage production in the arid rangelands of Central Australia. *International Journal of Remote Sensing* 16:1289– 1302.
- HOFMANN, H. A. ET AL. 2014. An evolutionary framework for studying mechanisms of social behavior. *Trends in Ecology and Evolution* 29:581–589.
- HOGG, J. 1984. Mating in bighorn sheep: multiple creative male strategies. *Science* 225:526–529.
- HOGG, J. T. 1987. Intrasexual Competition and Mate Choice in Rocky Mountain Bighorn Sheep. *Ethology* 75:119–144.
- HOMEWOOD, K. ET AL. 2001. Long-term changes in Serengeti-Mara wildebeest and land cover: Pastoralism, population, or policies? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98:12544–12549.
- HOOD, L. C., P. D. BOERSMA, & J. C. WINGFIELD. 1998. The adrenocortical response to stress in incubating magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*). *Auk* 115:76–84.
- HUBER, S., R. PALME, W. ZENKER, & E. MOSTL. 2003. Non-Invasive Monitoring of the Adrenocortical Response in Red Deer. *The Journal of Wildlife Management* 67:258–266.
- HUETE, A., K. DIDAN, T. MIURA, E. . RODRIGUEZ, X. GAO, & L. . FERREIRA. 2002. Overview of the radiometric and biophysical performance of the MODIS vegetation indices. *Remote Sensing of Environment* 83:195–213.
- HUEY, R., P. HERTZ, & B. SINERVO. 2003. Behavioral drive versus behavioral inertia in evolution: a null model approach. *The American Naturalist* 161:357–366.
- HUMPHRIES, M. M., D. W. THOMAS, & J. R. SPEAKMAN. 2002. Climate-mediated energetic constraints on the distribution of hibernating mammals. *Nature* 418:313–316.
- HURLBERT, A. H., & J. P. HASKELL. 2003. The Effect of Energy and Seasonality on Avian Species Richness and Community Composition. *The American Naturalist* 161:83–97.
- INFANTINO, E. 2015. Consecuencias fisiológicas de un programa sostenido de enriquecimiento ambiental en Aguará-guazú (*Chrysocyon brachyurus*). Universidad CAECE.
- ISVARAN, K. 2005. Female grouping best predicts lekking in blackbuck (*Antilope cervicapra*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 57:283–294.
- J., S., I. M. A. HEITNIG, M. HOLMGREN, & G. S. O. OJWANG. 2009. Herded cattle and wild grazers partition water but share forage resources during dry years in East African savannas. *Biological Conservation* 142:738–750.
- JARMAN, P. 1983. Mating System and Sexual Dimorphism in Large Terrestrial, Mammalian Herbivores. *Biological Reviews* 58:485–520.
- JARMAN, P. J. 1974. The Social Organisation of Antelope in Relation to Their Ecology. *Behaviour* 48:215–267.
- JOHNSON, C. J., & M. P. GILLINGHAM. 2005. An evaluation of mapped species distribution models used for conservation planning. *Environmental conservation* 32:117–128.
- JOHNSON, D. D. P., R. KAYS, P. G. BLACKWELL, & D. W. MACDONALD. 2002. Does the resource dispersion hypothesis explain group living? *Trends in Ecology & Evolution* 17:563–570.

- JOHNSON, D. H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61:65–71.
- JONASSON, S. 1988. Evaluation of the point intercept method for the estimation of plant biomass. *Oikos* 52:101–106.
- JURGENSEN, T. 1985. Seasonal territoriality in a migratory guanaco population. Iowa State University.
- KADWELL, M. ET AL. 2001. Genetic analysis reveals the wild ancestors of the llama and the alpaca. *Proceedings. Biological sciences* 268:2575–84.
- KALBITZER, U., M. HEISTERMANN, D. CHENEY, R. SEYFARTH, & J. FISCHER. 2015. Social behavior and patterns of testosterone and glucocorticoid levels differ between male chacma and Guinea baboons. *Hormones and Behavior* 75:100–110.
- KAPPELER, P. M., & C. P. VAN SCHAIK. 2002. Evolution of primate social systems. *International Journal of Primatology* 23:707–40.
- KERR, J., & M. OSTROVSKI. 2003. From space to species: ecological application for remote sensing. *Trends in Ecology and Evolution* 18:299–305.
- KERSEY, D. C., & M. DEHNHARD. 2014. The use of noninvasive and minimally invasive methods in endocrinology for threatened mammalian species conservation. *General and comparative endocrinology* 203:296–306.
- VAN KESTEREN, F., C. SILLERO-ZUBIRI, R. MILLAR, K. ARGAW, D. W. MACDONALD, & M. PARIS. 2012. Sex, stress and social status: Patterns in fecal testosterone and glucocorticoid metabolites in male Ethiopian wolves. *General and Comparative Endocrinology* 179:30–37.
- KHALIL, A. M., N. MURAKAMI, & Y. KASEDA. 1998. Relationship between plasma testosterone concentrations and age, breeding season, and harem size in Misaki feral horses. *Journal of veterinary Medical Science* 60:643–645.
- KHONMEE, J. ET AL. 2014. Seasonality of fecal androgen and glucocorticoid metabolite excretion in male goral (*Naemorhedus griseus*) in Thailand. *Animal Reproduction Science* 146:70–78.
- KIE, J. G. 1996. The effects of cattle grazing on optimal foraging in mule deer (*Odocoileus hemionus*). *Forest Ecology and Management* 88:131–138.
- KIE, J. G., & R. TERRY BOWYER. 1999. Sexual segregation in white-tailed deer: Density- dependent changes in use of space, habitat selection and dietary niche. *Journal of Mammalogy* 80:1004–1020.
- KITCHEN, D. W. 1974. Social Behavior and Ecology of the Pronghorn. *Wildlife Monographs*:3–96.
- KITTLE, A. M., J. M. FRYXELL, G. E. DESY, & J. HAMR. 2008. The scale-dependent impact of wolf predation risk on resource selection by three sympatric ungulates. *Oecologia* 157:163–175.
- KLEINSASSER, C., C. GRAML, E. KLOBETZ-RASSAM, K. BARTH, S. WAIBLINGER, & R. PALME. 2010. Physiological validation of a non-invasive method for measuring adrenocortical activity in goats. *Wiener Tierärztliche Monatsschrift* 97:259–262.

- KLUG, H. 2011. Animal Mating Systems. eLS.
- KNOTT, K. K. ET AL. 2013. Fecal estrogen, progesterone and glucocorticoid metabolites during the estrous cycle and pregnancy in the giant anteater (*Myrmecophaga tridactyla*): evidence for delayed implantation. *Reproductive biology and endocrinology* : RB&E 11:83.
- KOENIG, A., E. LARNEY, A. LU, & C. BORRIES. 2004. Agonistic behavior and dominance relationships in female phayre's leaf monkeys - preliminary results. *American Journal of Primatology* 64:351–357.
- KOENIG, W. D. 1984. Geographic variation in clutch size in the Northern Flicker (*Colaptes auratus*): Support for the Ashmole's Hypothesis. *The Auk* 101:698–706.
- KOMERS, P. 1997. Behavioral plasticity in variable environments. *Canadian Journal of Zoology* 75:161–169.
- KONJEVIC, D., Z. JANICKI, A. SLAVICA, & R. PALME. 2011. Non-invasive monitoring of adrenocortical activity in free-ranging fallow deer (*Dama dama* L.). *European Journal of Wildlife Research* 57:77–81.
- KORNER-NIEVERGELT, F., T. ROTH, S. VON FELTEN, J. GUÉLAT, B. ALMASI, & P. KORNER-NIEVERGELT. 2015. Bayesian Data Analysis in Ecology Using Linear Models with R, BUGS, and Stan.
- KOTLIAR, N. B., & J. A. WIENS. 1990. Multiple Scales of Patchiness and Patch Structure: A Hierarchical Framework for the Study of Heterogeneity. *Oikos* 59:253.
- KRAUSE, J., & G. D. RUXTON. 2002. Living in groups. Oxford University Press.
- KREBS, J. R., & N. B. DAVIES. 1993. An Introduction to Behavioural Ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- KRISTAN, W. B., & W. I. BOARMAN. 2003. Spatial pattern of risk of common raven predation on desert tortoises. *Ecology* 84:2432–2443.
- LACEY, E. A. 2000. Spatial and social systems of subterranean rodents. P. 257–296. in *Life underground : the biology of subterranean rodents* (E. A. Lacey, J. L. Patton & G. N. Cameron, eds.). University of Chicago Press.
- DE LAMO, D. A. 1999. El guanaco en Patagonia. Su relación con la producción animal y la conservación. *Rev. Arg. de Prod. Animal. Revista Argentina de Producción Animal* 19:249–255.
- DE LAMO, D. 2011. Camélidos sudamericanos: Historia, usos y sanidad animal. Servicio Nacional de Sanidad y Calidad Agroalimentaria, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina.
- LANCOT, R. B., P. WEATHERHEAD, B. KEMPENAERS, & K. T. SCRIBNER. 1998. Male traits, mating tactics and reproductive success in the buff-breasted sandpiper, *Tryngites subruficollis*. *Animal Behaviour* 56:419–432.
- LAUNDRÉ, J. W., L. HERNÁNDEZ, & K. B. ALTENDORF. 2001. Wolves, elk, and bison: reestablishing the "landscape of fear" in Yellowstone National Park, U.S.A. *Canadian Journal of Zoology* 79:1401–1409.
- LEVINE, S., & H. URSIN. 1991. What is stress? Pp. 3– 21 in *Stress: Neurobiology and Neuroendocrinology*. Brown, M.R. Marcel Dekker, Inc., New York.

- LI, C., Z. JIANG, G. JIANG, & J. FANG. 2001. Seasonal changes of reproductive behavior and fecal steroid concentrations in Pére David's deer. *Hormones and Behavior* 40:518–525.
- LICHTENSTEIN, G. 2004. Utilización de vicuñas por comunidades andinas: una alternativa para la conservación y desarrollo local? *Antropología y Ruralidad, un reencuentro*,. Memorias III Congreso Argentino y Latinoamericano de Antropología Rural.
- LICHTENSTEIN, G. 2006. Utilización de Camélidos silvestres en Argentina: oportunidades y limitantes. *Memorias IV Congreso Mundial sobre Camélidos*.
- LICHTENSTEIN, G., & P. D. CARMANCAHI. 2012. Guanaco management by pastoralists in the Southern Andes. *Pastoralism: Research, Policy and Practice* 2:16.
- LICHTENSTEIN, G., & P. D. CARMANCAHI. 2014. Hilando sueños: Una experiencia de conservación. *AVÁ*:161–181.
- LICHTENSTEIN, G., & B. L. VILA. 2003. Vicuña use by Andean communities: an overview. *Mountain Research & Development* 23:198–202.
- LIMA, S. L. 1995. Back to the basics of anti-predatory vigilance: the group size effect. *Animal Behaviour* 49:11–20.
- LINDENFORS, P., J. GITTLEMAN, & K. JONES. 2007. Sexual size dimorphism in mammals. Pp. 16–26 in *Sex, size and gender roles* (D. Fairbairn, W. Blanckenhorn & T. Székely, eds.). Oxford University Press, Oxford, UK.
- LINDSTEDT, S. L., & M. S. BOYCE. 1985. Seasonality, Fasting Endurance, and Body Size in Mammals. *The American Naturalist* 125:873–878.
- LINDSTROM, K., & T. SEPPA. 1996. The environmental potential for polygyny and sexual selection in the sand goby, *Pomatoschistus minutus*. *Proceedings of the Royal Society of London, series B* 263:1319–1323.
- LINK, W. A., R. J. BARKER, J. R. SAUER, & S. DROEGE. 1994. Within-site variability in surveys of wildlife populations. *Ecology* 75:1097–1108.
- LLOYD, D. 1990. A phenological classification of terrestrial vegetation cover using shortwave vegetation index imagery. *International Journal of Remote Sensing* 11:2269–2279.
- LOAIZA, P., O. BALOCCHI, & I. F. LÓPEZ. 2017. Changes in water-soluble carbohydrates relative to crude protein in perennial ryegrass in response to defoliation frequency. *Grassland Science* 63:159–168.
- LOFT, E., J. MENKE, & J. KIE. 1991. Habitat shifts by mule deer: the influence of cattle grazing. *The Journal of Wildlife Management* 55:16–26.
- LOTT, D. F. 1984. Intraspecific Variation in the Social Systems of Wild Vertebrates. *Behaviour* 88:266–325.
- LOTT, D. F. 1991. Intraspecific Variation in the Social Systems of Wild Vertebrates. Cambridge University Press, Cambridge.
- LOUCH, C. D., & M. HIGGINBOTHAM. 1967. The relation between social rank and plasma corticosterone levels in mice. *General and Comparative Endocrinology* 8:441–444.
- LOW, B., S. R. SUNDARESAN, I. R. FISCHHOFF, & D. I. RUBENSTEIN. 2009. Partnering with local

- communities to identify conservation priorities for endangered Grevy's zebra. *Biological Conservation* 142:1548–1555.
- LUCHERINI, M. 1996. Aggressive Behaviour in Free-Ranging Guanacos and Vicuñas in Argentina. *Aggressive Behavior* 22:289–296.
- LUDWIG, C. ET AL. 2013. Characterisation and validation of an enzyme-immunoassay for the non-invasive assessment of faecal glucocorticoid metabolites in cheetahs (*Acinonyx jubatus*). *General and Comparative Endocrinology* 180:15–23.
- LYNCH, J. W., T. E. ZIEGLER, & K. B. STRIER. 2002. Individual and seasonal variation in fecal testosterone and cortisol levels of wild male tufted capuchin monkeys, *Cebus apella nigratus*. *Hormones and Behavior* 41:275–287.
- LYNN, S. E. 2008. Behavioral insensitivity to testosterone: Why and how does testosterone alter paternal and aggressive behavior in some avian species but not others? *General and Comparative Endocrinology* 157:233–240.
- MACDONALD, D. W. 1979. The flexible social system of the golden jackal, *Canis aureus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 5:17–38.
- MACDONALD, D. W. 1983. The ecology of carnivore social behaviour. *Nature* 301:379–84.
- MADHUSUDAN, M. D. 2004. Recovery of wild large herbivores following livestock decline in a tropical Indian wildlife reserve. *Journal of Applied Ecology* 41:858–869.
- MAHER, C. R. 2000. Quantitative variation in ecological and hormonal variables correlates with spatial organization of pronghorn (*Antilocapra americana*) males. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47:327–338.
- LE MAHO, Y. ET AL. 1992. Stress in birds due to routine handling and how to avoid it. *American Journal of Physiology* 263:R775–R781.
- MAIN, M. B. 2008. Reconciling competing ecological explanations for sexual segregation in ungulates. *Ecology* 89:693–704.
- MAIN, M., & B. COBLENTZ. 1990. Sexual segregation among ungulates: a critique. *Wildlife Society Bulletin* 18:204–210.
- MAIN, M., F. WECKERLY, & V. BLEICH. 1996. Sexual segregation in ungulates: New directions for research. *Journal of Mammalogy* 77:449–461.
- MALUEG, A. L., J. R. WALTERS, & I. T. MOORE. 2009. Do stress hormones suppress helper reproduction in the cooperatively breeding red-cockaded woodpecker (*Picoides borealis*)? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63:687–698.
- MANLY, F. J., L. L. McDONALD, D. L. THOMAS, T. L. McDONALD, & W. ERICKSON. 2002. *Resource Selection by Animals: Statistical Design and Analysis for Field Studies*.
- MANN, J., R. C. CONNOR, P. L. TYACK, & H. WHITEHEAD. 2002. *Cetacean Societies: Field Studies of Dolphins and Whales*. University of Chicago Press, Chicago.
- MANOGUE, K. R., A. I. LESHNER, & D. K. CANDLAND. 1975. Dominance status and adrenocortical reactivity to stress in squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *Primates* 16:457–463.
- MAO, J. S. ET AL. 2005. Habitat Selection By Elk Before and After Wolf Reintroduction in

- Yellowstone National Park. *Journal of Wildlife Management* 69:1691–1707.
- MARCOPPIDO, G., Y. ARZAMENDIA, & B. VILÁ. 2017. Physiological and behavioral indices of short-term stress in wild vicuñas (*Vicugna vicugna*) in Jujuy Province, Argentina. *Journal of Applied Animal Welfare Science* 00:1–12.
- MARÍN, J. C. ET AL. 2008. Mitochondrial DNA Variation and Systematics of the Guanaco (*Lama guanicoe*, Artiodactyla: Camelidae). *Journal of Mammalogy* 89:269–281.
- MARINO, A. 2010. Costs and Benefits of Sociality Differ Between Female Guanacos Living in Contrasting Ecological Conditions. *Ethology* 116:999–1010.
- MARINO, A. 2012. Indirect measures of reproductive effort in a resource-defense polygynous ungulate: Territorial defense by male guanacos. *Journal of Ethology* 30:83–91.
- MARINO, A., & R. BALDI. 2008. Vigilance patterns of territorial guanacos (*Lama guanicoe*): The role of reproductive interests and predation risk. *Ethology* 114:413–423.
- MARINO, A., & R. BALDI. 2014. Ecological Correlates of Group-Size Variation in a Resource-Defense Ungulate, the Sedentary Guanaco. *PLoS ONE* 9:e89060.
- MARINO, A., M. PASCUAL, & R. BALDI. 2014. Ecological drivers of guanaco recruitment: Variable carrying capacity and density dependence. *Oecologia* 175:1189–1200.
- MARQUES, F. F. C., & S. T. BUCKLAND. 2003. Incorporating Covariates into Standard Line Transect Analyses. *Biometrics* 59:924–935.
- MARTIN, P., & P. BATESON. 2007. *Measuring Behaviour. An Introductory Guide*. Cambridge University Press, United Kingdom.
- MARTÍNEZ-MOTA, R., C. VALDESPINO, J. ARTURO, R. REBOLLEDO, & R. PALME. 2008. Determination of Fecal Glucocorticoid Metabolites to Evaluate Stress Response in *Alouatta pigra*:1365–1373.
- MARTÍNEZ CARRETERO, E. 2004. La Provincia Fitogeográfica de la Payunia. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 39:195–226.
- MATHIES, T., T. A. FELIX, & V. A. LANCE. 2001. Effects of trapping and subsequent short-term confinement stress on plasma corticosterone in the brown treesnake (*Boiga irregularis*) on Guam. *General and Comparative Endocrinology* 124:106–114.
- MATTEUCCI, S. D., & A. COLMA. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos (OEA). Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico. Monografía No 22. Serie Biología.
- MATTIELLO, S., W. REDAELLI, C. CARENZI, & C. CRIMELLA. 2002. Effect of dairy cattle husbandry on behavioural patterns of red deer (*Cervus elaphus*) in the Italian Alps. *Applied Animal Behaviour Science* 79:299–310.
- MAUGET, R., C. MAUGET, G. DUBOST, F. CHARRON, A. COURCOUL, & A. RODIER. 2007. Non-invasive assessment of reproductive status in Chinese water deer (*Hydropotes inermis*): Correlation with sexual behaviour. *Mammalian Biology* 72:14–26.
- MAYS, N. A., C. M. VLECK, & J. DAWSON. 1991. Plasma luteinizing hormone, steroid hormones, behavioral role, and nest stage in cooperatively breeding Harris' hawks (*Parabuteo*

- unicinctus*). The Auk 108:619–637.
- MCCORMICK, S. D., & L. M. ROMERO. 2017. Conservation endocrinology. *BioScience* 67:429–442.
- MCCULLAGH, P., & J. . NELDER. 1989. Generalized Linear Models.
- MCELLIGOTT, A. G. ET AL. 2001. Sexual size dimorphism in fallow deer (*Dama dama*): Do larger, heavier males gain greater mating success? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 49:266–272.
- MCEWEN, B. 2000. Allostasis and Allostatic Load Implications for Neuropsychopharmacology. *Neuropsychopharmacology* 22:108–124.
- MCEWEN, B. S., & J. C. WINGFIELD. 2003. The concept of allostasis in biology and biomedicine. *Hormones and Behavior* 43:2–15.
- MCCLOUGHLIN, P. D., S. H. FERGUSON, & F. MESSIER. 2000. Intraspecific Variation in Home Range Overlap with Habitat Quality: A Comparison among Brown Bear Populations. *Evolutionary Ecology* 14:39–60.
- MCCLOUGHLIN, P. D., D. W. MORRIS, D. FORTIN, E. VANDER WAL, & A. L. CONTASTI. 2010. Considering ecological dynamics in resource selection functions. *Journal of Animal Ecology* 79:4–12.
- MCMAMARA, J. M., & A. I. HOUSTON. 2008. Optimal annual routines: behaviour in the context of physiology and ecology. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 363:301–19.
- MECH, L. D. 1977. Wolf-pack buffer zones as prey reservoirs. *Science* 198:320–321.
- MENGONI, G. 1995. Importancia socio-económica del guanaco en el período precolombino. P. 13–26. in *Técnicas para el Manejo del Guanaco*. (S. Puig, ed.). UICN.
- MILLER, C. W. 2013. Sexual Selection: Male-male competition. Pp. 641–646 in *The Princeton guide to evolution*. Princeton University Press.
- MILLER, D. L., M. L. BURT, E. A. REXSTAD, & L. THOMAS. 2013. Spatial models for distance sampling data: Recent developments and future directions. *Methods in Ecology and Evolution* 4:1001–1010.
- MILLER, M. W., N. T. HOBBS, & M. C. SOUSA. 1991. Detecting stress responses in Rocky Mountain bighorn sheep (*Ovis canadensis canadensis*): reliability of cortisol concentrations in urine and feces. *Canadian Journal of Zoology* 69:15–24.
- MILLPAUGH, J. J., B. E. WASHBURN, M. A. MILANICK, J. BERINGER, L. P. HANSEN, & T. M. MEYER. 2002. Non-invasive techniques for stress assessment in white-tailed deer. *Wildlife Society Bulletin* 30:899–907.
- MILLSPAUGH, J. J. ET AL. 2001. Fecal Glucocorticoid Assays and the Physiological Stress Response in Elk. *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)* 29:899–907.
- MIRANDA DE LA LAMA, G., & F. GALINDO. 2007. Efecto de las estrategias sociales en el orden de dominancia en cabras lecheras. Pp. 193– 196 in *XXXII Jornadas Científicas y XI Internacionales de la Sociedad Española deOvinotecnia y Caprinotecnia*.
- MOBERG, G. P. 2000. Biological response to stress: implications for animal welfare. Pp. 1–21 in *The biology of animal stress: basic principles and implications for animal welfare*. (G. P.

- Moberg & J. A. Ench., eds.). CABI, Wallingford.
- MÖHLE, U., M. HEISTERMANN, R. PALME, & J. K. HODGES. 2003. Characterization of urinary and fecal metabolites of testosterone and their measurement for assessing gonadal endocrine function in male nonhuman primates. *General and Comparative Endocrinology* 129:135–145.
- MOHR BELL, D., & A. SIEBERT. 2008. Monitoreo de la sequía en la Provincia de Chubut. Esquel.
- MONTES, M. C., P. D. CARMANCAHI, A. REY, & M. C. FUNES. 2006. Live shearing free-ranging guanacos (*Lama guanicoe*) in Patagonia for sustainable use. *Journal of Arid Environments* 64:616–625.
- MOORING, M. S. ET AL. 2004. Fecal androgens of bison bulls during the rut. *Hormones and Behavior* 46:392–398.
- MOORING, M. S. ET AL. 2006. Glucocorticoids of bison bulls in relation to social status. *Hormones and Behavior* 49:369–375.
- MORAGA, C., M. C. FUNES, C. PIZARRO, C. BRICEÑO, & A. NOVARO. 2014. Effects of livestock on guanaco density, movements and habitat selection in a forest-grassland mosaic in Tierra del Fuego, Chile. *Oryx*:1–12.
- MORENO, P. G. 2014. Factores asociados a Parasitismo gastrointestinal en guanacos silvestres (*Lama guanicoe*). Universidad Nacional del Litoral.
- MORRIS, W. F., & D. F. DOAK. 2002. Quantitative conservation biology. Theory and practice of population viability analysis. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts, USA.
- MOSTL, E., J. L. MAGGS, G. SCHROTTER, U. BESENFELDER, & R. PALME. 2002. Measurement of cortisol metabolites in feces of ruminants. *Veterinary Research Communications* 26:127–139.
- MÖSTL, E., & R. PALME. 2002. Hormones as indicators of stress. *Domestic Animal Endocrinology* 23:67–74.
- MOYER, K. E. 1968. Kinds of aggression and their physiological basis. *Communications in Behavioral Biology, Part A* 2:65–87.
- MUELLER, T., K. A. OLSON, T. K. FULLER, G. B. SCHALLER, M. G. MURRAY, & P. LEIMGRUBER. 2008. In search of forage: predicting dynamic habitats of Mongolian gazelles using satellite-based estimates of vegetation productivity. *Journal of Animal Ecology* 45:649–658.
- MULERO-PÁZMÁNY, M., S. JENNI-EIERMANN, N. STREBEL, T. SATTLER, J. J. NEGRO, & Z. TABLADO. 2017. Unmanned aircraft systems as a new source of disturbance for wildlife: A systematic review. *PLoS ONE* 12:1–14.
- MULLER, M. N., & R. W. WRANGHAM. 2004a. Dominance, aggression and testosterone in wild chimpanzees: A test of the “challenge hypothesis.” *Animal Behaviour* 67:113–123.
- MULLER, M. N., & R. W. WRANGHAM. 2004b. Dominance, cortisol and stress in wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 55:332–340.
- MURRAY, M. G. 1982. The Rut of Impala: Aspects of Seasonal Mating under Tropical Conditions. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 59:319–337.
- MURRAY, M. G., & A. W. ILLIUS. 2000. Vegetation modification and resource competition in

- grazing ungulates. *Oikos* . *Oikos* 89:501–508.
- MUSTERS, G. C. [1869-70]. 1979. Vida entre los Patagones. Buenos Aires, Solar-Hachette.
- MYSTERUD, A. 2000. The relationship between ecological segregation and sexual body size dimorphism in large herbivores. *Oecologia* 124:40–54.
- MYSTERUD, A., & R. A. IMS. 1998. Functional responses in habitat use: Availability influences relative use in trade-off situations. *Ecology* 79:1435–1441.
- NAIDOO, R., P. DU PREEZ, G. STUART-MILL, L. WEAVER, M. JAGO, & M. WEGMANN. 2012. Factors affecting intraspecific variation in home range size of large African herbivore. *Landscape Ecology* 27:1523–1534.
- NEFDT, R. J. C., & S. J. THIRGOOD. 1997. Lekking, resource defence and harassment in two subspecies of lechwe antelope. *Behavioral Ecology* 8:1–9.
- NELSON, M. E., & L. D. MECH. 1981. Deer social organization and wolf predation in northeastern Minnesota. *Wildlife Monographs* 77:1–53.
- NELSON, R. J. 2006. *Biology of Aggression*. Oxford University Press.
- NELSON, R. J., & L. J. KRIEGSFELD. 2000. *An introduction to behavioral endocrinology*.
- NILSEN, E. B., I. HERFINDAL, & J. D. C. LINNELL. 2005. Can intra-specific variation in carnivore home-range size be explained using remote-sensing estimates of environmental productivity? *Écoscience* 12:68–75.
- NIXON, C. M., L. P. HANSEN, P. A. BREWER, & J. E. CHELSVIG. 1991. Ecology of white-tailed deer in an intensively farmed region of Illinois. *Wildlife Monographs* 118:1–77.
- NORRIS, D. O., & J. A. CARR. 2013. *Vertebrate Endocrinology*, 5th edition. Elsevier.
- NOVARO, A. ET AL. 2007. Estrategia de conservación de guanacos en Patagonia norte, basada en la conectividad del paisaje. III Reunión Binacional de Ecología. La Serena, Chile.
- NOVARO, A. J., M. C. FUNES, & R. S. WALKER. 2000a. Ecological extinction of native prey of a carnivore assemblage in Argentine Patagonia. *Biological Conservation* 92:25–33.
- NOVARO, A. J., K. H. REDFORD, & R. E. BODMER. 2000b. Effect of hunting in source-sink systems in the Neotropics. *Conservation Biology* 14:713–721.
- NOVARO, A., S. WALKER, M. BOLGERI, J. BERG, L. RIVAS, & P. CARMANCAHI. 2006. Movimientos estacionales en la población de guanacos de La Payunia. Tercer informe de avance. Wildlife Conservation Society-CONICET.
- NUGENT, P. ET AL. 2006. Conservación del guanaco en la Argentina. Propuesta para un plan nacional de manejo. Pp. 137–149 in *Manejo de Fauna Silvestre en la Argentina. Programas de uso sustentable*. Dirección. Buenos Aires.
- ODADI, W. O., M. K. KARACHI, S. ABDULRAZAK, & T. P. YOUNG. 2011. African Wild Ungulates Compete with or Facilitate Cattle Depending on Season. *Science* 333:1753–1755.
- ODADI, W. O., T. P. YOUNG, & J. B. OKEYO-OWUOR. 2007. Effects of Wildlife on Cattle Diets in Laikipia Rangeland, Kenya. *Rangeland Ecology and Management* 60:179–185.

- OGUTU, J. O. ET AL. 2010. Large herbivore responses to water and settlements in savannas. *Ecological Monographs* 80:241–266.
- VON DER OHE, C. G., S. K. WASSER, K. E. HUNT, & C. SERVHEEN. 2004. Factors associated with fecal glucocorticoids in Alaskan brown bears (*Ursus arctos horribilis*). *Physiological and biochemical zoology* : PBZ 77:313–320.
- OLIVERA, D. 1999. El recurso Camelidae en sociedades agropastoriles tempranas del noroeste argentino entre los 3000 y 1000 años A.P. P. Tomo I, pp. 113–120 in *gentino entre los 3000 y 1000 años A.P. Actas del XII Congreso Nacional de Arqueología Argentina*, Editorial de la Universidad Nacional de la Plata, La Plata.
- OLIVERA, D. E., & H. D. YACOBACCIO. 1999. Estudios de paleodietas en poblaciones humanas de los Andes del Sur a través de isótopos estables. Pp. 17–19 in *V National Congress of Paleopathology*.
- OLSON, K. ET AL. 2011. Death by a thousand huts? Effect of household presence on density and distribution of Mongolian gazelles. *Conservation Letters* 4:304–312.
- ORTEGA, I. M. 1985. Social organization and ecology of a migratory guanaco population in southern Patagonia. Iowa State University, Ames, Iowa.
- ORTEGA, I. M., & W. L. FRANKLIN. 1995. Social organization, distribution and movements of a migratory guanaco population in the Chilean Patagonia. *Revista Chilena de Historia Natural* 68:489–500.
- OSLAND, M. J. ET AL. 2017. Climatic controls on the global distribution, abundance, and species richness of mangrove forests. *Ecological Monographs* 87:341–359.
- OTTAVIANI, D., G. J. LASINIO, & L. BOITANI. 2004. Two statistical methods to validate habitat suitability models using presence-only data. *Ecological Modelling* 179:417–443.
- OVEJERO, R. ET AL. 2013. Do cortisol and corticosterone play the same role in coping with stressors? Measuring glucocorticoid serum in free-ranging guanacos (*Lama guanicoe*). *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology* 319:539–547.
- OVEJERO, R. 2013. Variación del nivel de cortisol en función de factores sociales y ambientales en guanacos (*Lama guanicoe*). Implicancias para la conservación y manejo de las poblaciones silvestres. Universidad Nacional de Tucumán.
- OVEJERO, R., G. A. JAHN, M. SOTO-GAMBOA, A. NOVARO, & P. D. CARMANHAHI. 2016. The Ecology of Stress : linking life- history traits with physiological control mechanisms in free-living guanacos. *PeerJ* 4:e2640.
- PALME, R. 2005. Measuring fecal steroids: Guidelines for practical application. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1046:75–80.
- PALME, R. 2014. Measuring faecal steroid metabolites with enzyme immunoassays (EIA) on microtitre plates using biotinylated steroids as labels.
- PALME, R., & E. MÖSTL. 1994. Biotin-streptavidin enzyme immunoassay for the determination of oestrogens and androgens in boar faeces. Pp. 111–117 in *Advances of Steroid Analysis '93* (S. Görög, ed.). Budapest.
- PALME, R., C. H. ROBIA, S. MESSMANN, J. HOFER, & E. MOSTL. 1999. Measurement of faecal cortisol

- metabolites in ruminants: a non-invasive parameter of adrenocortical function. *Wiener Tierärztliche Monatsschrift* 86:237–241.
- PALME, R., C. TOUMA, N. ARIAS, M. F. DOMINCHIN, & M. LEPSCHY. 2013. Steroid extraction: Get the best out of faecal samples. *Wiener Tierärztliche Monatsschrift* 100:238–246.
- PANEBIANCO, A. ET AL. 2017. El manejo de guanacos silvestres. ¿Cómo afecta al comportamiento y bienestar? I Reunión de Biología del Comportamiento del Cono Sur.
- PARUELO, J. M., H. E. EPSTEIN, W. K. LAUENROTH, & I. C. BURKE. 1997. ANPP estimates from NDVI for the Central Grassland Region of the United States. *Ecology* 78:953–958.
- PARUELO, J. M., E. G. JOBBAGY, & O. E. SALA. 2001. Current distribution of ecosystem functional types in temperate South America. *Ecosystems* 4:683–698.
- PARUELO, J. M., W. K. LAUENROTH, & P. ROSET. 2000. Technical note: Estimating aboveground plant biomass using a photographic technique. *Journal of Range Management* 53:190–193.
- PAVITT, A. T., C. A. WALLING, E. MÖSTL, J. M. PEMBERTON, & L. E. B. KRUIK. 2015. Cortisol but not testosterone is repeatable and varies with reproductive effort in wild red deer stags. *General and Comparative Endocrinology* 222:62–68.
- PEDRANA, J., J. BUSTAMANTE, S. NATIONAL, & A. RODRIGUEZ. 2010. Factors influencing guanaco distribution in southern Argentine Patagonia and implications for its sustainable use. *Biodiversity and Conservation* 19:3499–3512.
- PELES, J. D., & G. W. BARRETT. 1996. Effects of vegetative cover on the population dynamics on Meadow voles.
- PELLETIER, F., J. BAUMAN, & M. FESTA-BIANCHET. 2003. Fecal testosterone in bighorn sheep (*Ovis canadensis*): behavioural and endocrine correlates. *Canadian Journal of Zoology* 81:1678–1684.
- PEREIRA, R. J. G., J. M. B. DUARTE, & J. A. NEGRÃO. 2005. Seasonal changes in fecal testosterone concentrations and their relationship to the reproductive behavior, antler cycle and grouping patterns in free-ranging male Pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*). *Theriogenology* 63:2113–2125.
- PÉREZ-BARBERÍA, F. J., I. J. GORDON, & M. PAGEL. 2002. The origins of sexual dimorphism in body size in ungulates. *Evolution* 56:1276–1285.
- PESENHOFER, G., R. PALME, R. M. PESENHOFER, & J. KOFLER. 2006. Stress reactions during claw trimming in cattle-comparison of a tilt table and a walk-in crush by measuring faecal cortisol metabolites. P. 43: 216–219 in 7th Middle European Buiatric Congress, Radenci, Slovenia.
- PETTORELLI, N. ET AL. 2011. The normalized difference vegetation index (NDVI): unforeseen successes in animal ecology. *Climate Research* 46:15–27.
- PETTORELLI, N., J. O. VIK, A. MYSTERUD, J.-M. GAILLARD, C. J. TUCKER, & N. C. STENSETH. 2005. Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends in Ecology & Evolution* 20:503–510.
- PIERSMA, T., & J. DRENT. 2003. Phenotypic flexibility and the evolution of organismal design.

Trends in Ecology and Evolution 18:228–233.

- PONZIO, M. F., S. L. MONFORT, J. M. BUSO, V. G. DABBENE, R. D. RUIZ, & M. F. DE CUNEO. 2004. A non-invasive method for assessing adrenal activity in the chinchilla (*Chinchilla lanigera*). *Journal of experimental zoology. Part A, Comparative experimental biology* 301:218–227.
- PRICE, T. 2006. Phenotypic plasticity, sexual selection and the evolution of colour patterns. *Journal of Experimental Biology* 209:2368–2376.
- PUIG, S. 1995. Uso de recursos ambientales por el guanaco. Pp. 119–134 in *Técnicas para el manejo del guanaco*. UICN.
- PUIG, S., G. FERRARIS, M. SUPERINA, & F. VIDELA. 2003. Distribución de densidades de guanacos (*Lama guanicoe*) en el norte de la reserva La Payunia. *Multequina*:37– 48.
- PUIG, S., & F. VIDELA. 1995. Comportamiento y organización social del guanaco. Pp. 97–118 in *Técnicas para el manejo del guanaco* (S. Puig, ed.). UICN, Gland, Suiza,.
- PUIG, S., & F. VIDELA. 2007. Distribución, densidades y estado de conservación de los camélidos. Pp. 199–223 in *Diversidad Biológica y Cultural de los Altos Andes Centrales de Argentina. Línea de Base de la Reserva de Biósfera San Guillermo*. (E. Martínez Carretero, ed.). Universidad Nacional de San Juan, San Juan.
- PUIG, S., F. VIDELA, & M. I. CONA. 1997. Diet and abundance of the guanaco (*Lama guanicoe*, Muller 1776) in four habitats of northern Patagonia, Argentina. *Journal of Arid Environments* 36:343–357.
- PUIG, S., F. VIDELA, M. I. CONA, & S. MONGE. 2001. Use of food availability by guanacos (*Lama guanicoe*) and livestock in Northern Patagonia (Mendoza, Argentina). *Journal of Arid Environments* 47:291–308.
- PUIG, S., F. VIDELA, M. I. CONA, & S. A. MONGE. 1996. Use of food availability by guanaco (*Lama guanicoe*) and livestock in Northern Patagonia (Mendoza, Argentina). *Journal of Arid Environments* 47:291–308.
- PUIG, S., F. VIDELA, M. I. CONA, & V. G. ROIG. 2008. Habitat use by guanacos (*Lama guanicoe*, Camelidae) in northern Patagonia (Mendoza, Argentina). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 43:1–9.
- RADOVANI, N., M. FUNES, R. S. WALKER, R. GADER, & A. J. NOVARO. 2014. Guanaco *Lama guanicoe* numbers plummet in an area subject to poaching from oil-exploration trails in Patagonia. *Oryx*:1–9.
- RADOVANI, N., A. NOVARO, S. WALKER, & M. FUNES. 2004. Parámetros poblacionales del guanaco (*Lama guanicoe*) en un área con actividad petrolera y cacería en Patagonia. II Reunión Binacional Argentino Chilena de Ecología. Mendoza, Argentina.
- RAEDEKE, K. 1979. Population dynamics and socioecology of the guanaco (*Lama guanicoe*) of Magallanes, Chile. University of Washington College of Forest Resources.
- RAEDEKE, K., & J. SIMONETTI. 1988. Food habits of *Lama guanicoe* in Atacama desert of northern Chile. *Journal of Mammalogy* 69:198–201.
- REDFERN, J., C. GRANT, A. GAYLARD, & W. GETZ. 2005. Surface water availability and the management of herbivore distributions in an African savanna ecosystem. *Journal of Arid*

- Environments. 63:406–24.
- REED, B. C., J. F. BROWN, D. VANDERZEE, T. R. LOVELAND, J. W. MERCHANT, & D. O. OHLEN. 1994. Measuring phenological variability from satellite imagery. *Journal of Vegetation Science* 5:703–714.
- REEDER, D. M., & K. M. KRAMER. 2005. Stress in Free-Ranging Mammals : Integrating Physiology , Ecology and Natural History. *Journal of Mammalogy* 86:225–235.
- RETTIE, W. J., & F. MESSIER. 2000. Hierarchical Habitat Selection by Woodland Caribou: Its Relationship to Limiting Factors. *Ecography* 23:466–478.
- REY, A., A. J. NOVARO, & M. L. GUICHÓN. 2012. Guanaco (*Lama guanicoe*) mortality by entanglement in wire fences. *Journal for Nature Conservation* 20:280–283.
- RIMBACH, R., E. W. HEYMANN, A. LINK, & M. HEISTERMANN. 2013. Validation of an enzyme immunoassay for assessing adrenocortical activity and evaluation of factors that affect levels of fecal glucocorticoid metabolites in two New World primates. *General and Comparative Endocrinology* 191:13–23.
- RÍOS, C. ET AL. 2003. Cambios hematológicos, bioquímica sanguínea y cortisol sérico en crías de guanaco (*Lama guanicoe*) en cautiverio desde el nacimiento al destete. *Avances en Ciencias Veterinarias* 18:47–53.
- RIPPLE, W. J., & R. L. BESCHTA. 2006. Linking wolves to willows via risk-sensitive foraging by ungulates in the northern Yellowstone ecosystem. *Forest Ecology and Management* 230:96–106.
- ROBINSON, B., & R. DUKAS. 1999. The influence of phenotypic modifications on evolution: the Baldwin effect and modern perspectives. *Oikos* 85:582–589.
- ROMERO, L. M. 2002. Seasonal changes in plasma glucocorticoid concentrations in free-living vertebrates. *General and comparative endocrinology* 128:1–24.
- ROMERO, L. M. 2004. Physiological stress in ecology: lessons from biomedical research. *Trends in Ecology and Evolution* 19:249–255.
- ROMERO, L. M., M. J. DICKENS, & N. E. CYR. 2009. The reactive scope model - A new model integrating homeostasis, allostasis, and stress. *Hormones and Behavior* 55:375–389.
- ROYLE, J. A., J. D. NICHOLS, & M. KERY. 2005. Modelling occurrence and abundance of species when detection is imperfect. *Oikos* 110:353–359.
- RUBENSTEIN, D. I. 1980. On the evolution of alternative mating strategies. Pp. 1–44 in *Limits to Action: The Allocation of Individual Behaviour* (J. Staddon, ed.). Academic Press, New York.
- RUCKSTUHL, K. 2007. Sexual segregation in vertebrates: proximate and ultimate causes. *Integrative and Comparative Biology* 47:245–257.
- RUCKSTUHL, K., & P. NEUHAUS. 2005. Sexual segregation in vertebrates: ecology of the two sexes. Cambridge University Press, Cambridge (MA).
- RUSHTON, S. P., S. J. O. R. MEROD, & G. KERBY. 2004. New paradigms for modelling species distributions ? *Journal of Animal Ecology* 41:193–200.

- RYAN, S., P. CROSS, J. WINNIE, C. HAY, J. BOWERS, & W. GETZ. 2012. The utility of normalized difference index for predicting African buffalo forage quality. *Journal of wildlife management* 46:1499–1508.
- SAIJ, S. A. DE I. J. 2010. Creación del área natural protegida " La Payunia " en la zona denominada " La Payunia ". LEY 8.224. P. 3 in.
- SAN MARTIN, F., & F. C. BRYANT. 1987. Nutrición de los camélidos sudamericanos. Estado de nuestro conocimiento.
- SANDS, J., & S. CREEL. 2004. Social dominance, aggression and faecal glucocorticoid levels in a wild population of wolves, *Canis lupus*. *Animal Behaviour* 67:387–396.
- SAPOLSKY, R. . 2001. Physiological and pathophysiological implications of social stress in mammals. Pp. 517–532 in *Handbook of Physiology* (H. M. McEwen, B.S., Goodman, ed.). Oxford University Press, New York.
- SAPOLSKY, R. M. 1982. The endocrine stress-response and social status in the wild baboon. *Hormones and Behavior* 16:279–292.
- SAPOLSKY, R. M. 1983. Individual Differences in Cortisol Secretory Patterns in the Wild Baboon: Role of Negative Feedback Sensitivity. *Endocrinology* 113:2263–2267.
- SAPOLSKY, R. M. 1992. Cortisol concentrations and the social significance of rank instability among wild baboons. *Psychoneuroendocrinology* 17:701–709.
- SAPOLSKY, R. M. 2005. The Influence of Social Hierarchy on Primate Health. *Science* 308:648–652.
- SAPOLSKY, R. M., S. C. ALBERTS, & J. ALTMANN. 1997. Hypercortisolism associated with social subordination or social isolation among wild baboons. *Archives of general psychiatry* 54:1137–43.
- SAPOLSKY, R. M., & E. M. SPENCER. 1997. Insulin-like growth factor I is suppressed in socially subordinate male baboons. *The American journal of physiology* 273:R1346-51.
- SCHRADIN, C., & N. PILLAY. 2005. Intraspecific variation in the spatial and social organization of the african striped mouse. *Journal Mammalogy* 86:99–107.
- SCHROEDER, N. M. 2013. Interacción entre el guanaco (*Lama guanicoe*) y herbívoros domésticos en el paisaje de La Payunia (sur de Mendoza , Argentina). Universidad Nacional de Cuyo.
- SCHROEDER, N. M. ET AL. 2013. Including species interactions in resource selection of guanacos and livestock in Northern Patagonia. *Journal of Zoology* 291:213–225.
- SCHROEDER, N. M., A. GONZÁLEZ, M. WISDOM, R. NIELSON, M. M. ROWLAND, & A. J. NOVARO. 2018. Roads have no effect on guanaco habitat selection at a Patagonian site with limited poaching. *Global Ecology and Conservation* 14:e00394.
- SCHULKIN, J. 2003. Rethinking homeostasis : allostatic regulation in physiology and pathophysiology. MIT Press.
- SENIOR, P., R. BUTLIN, & J. ALTRINGHAM. 2005. Sex and segregation in temperate bats. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272:2467–2473.

- SHERIFF, M. J., C. O. BOSSON, C. J. KREBS, & R. BOONSTRA. 2009. A non-invasive technique for analyzing fecal cortisol metabolites in snowshoe hares (*Lepus americanus*). *Journal of Comparative Physiology B* 179:305–313.
- SHERIFF, M. J., B. DANTZER, B. DELEHANTY, R. PALME, & R. BOONSTRA. 2011. Measuring stress in wildlife : techniques for quantifying glucocorticoids:869–887.
- SINCLAIR, A. R. ., & M. NORTHON-GRIFFITHS. 1982. Does competition or facilitation regulate migrant ungulate populations in the Serengeti? A test of hypotheses. *Oecologia* 53:364–369.
- SINCLAIR, A. R. E. 1985. . Does interspecific competition or predation shape the African ungulate community? *Journal of Animal Ecology* 54:899–918.
- SINCLAIR, A. R. E. 2003. Mammal population regulation, keystone processes and ecosystem dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 358:1729–1740.
- SINGH, N. J., C. BONENFANT, N. G. YOCOZ, & S. D. COTÉ. 2010. Sexual segregation in Eurasian wild sheep. *Behavioral Ecology* 21:410–418.
- SKOVLIN, J. M., P. Z. & B. K. J. 2002. Elk habitat selection and evaluation. Pp. 531–555 in *North American Elk: Ecology and Management*. (D. E. Toweill & J. W. Thomas, ed.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- SMIT, I. P. J. 2011. Resources driving landscape-scale distribution patterns of grazers in an African savanna. *Ecography* 34:67–74.
- SOMOGYI, Z., Z. CIENCIALA, R. MAKIPAA, P. MUKKONEN, A. LEHTONEN, & P. WEISS. 2007. Indirect methods of large scale forest biomass estimation. *European Journal of Wildlife Research* 126:197–207.
- SONGSASEN, N., M. RODDEN, J. L. BROWN, & D. E. WILDT. 2006. Patterns of fecal gonadal hormone metabolites in the maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*). *Theriogenology* 66:1743–1750.
- SOSA, R. A., & J. H. SARASOLA. 2005. Habitat use and social structure of an isolated population of guanacos (*Lama guanicoe*) in the Monte Desert, Argentina. *European Journal of Wildlife Research* 51:207–209.
- SOTO-GAMBOA, M., M. VILLALÓN, & F. BOZINOVIC. 2005. Social cues and hormone levels in male *Octodon degus* (Rodentia): A field test of the Challenge Hypothesis. *Hormones and Behavior* 47:311–318.
- SPERCOSKI, K. M. ET AL. 2012. Adrenal activity in maned wolves is higher on farmlands and park boundaries than within protected areas. *General and Comparative Endocrinology* 179:232–240.
- SPIEGEL, O., S. LEU, C. BULL, & A. SIH. 2017. What’s your move? Movement as a link between personality and spatial dynamics in animal populations. *Ecology Letters*. 20:3–18.
- SPONHEIMER, M. ET AL. 2003. Digestion and passage rates of grass hays by llamas, alpacas, goats, rabbits, and horses. *Small Ruminant Research* 48:149–154.
- STAMPS, J. 2003. Behavioural processes affecting development: Tinbergen’s fourth question comes of age. *Animal Behaviour* 66:1–13.

- STEWART, K. M., R. T. BOWYER, J. G. KIE, N. J. CIMON, & B. K. JOHNSON. 2002. Temporospatial Distributions of Elk, Mule Deer, and Cattle: Resource Partitioning and Competitive Displacement. *Journal of Mammalogy* 83:229–244.
- T., C.-B. 2016. *Mammal societies*. Wiley Blackwell., Chichester, UK.
- TAILLON, J., & S. D. CÔTÉ. 2007. Social rank and winter forage quality affect aggressiveness in white-tailed deer fawns. *Animal Behaviour* 74:265–275.
- TARABORELLI, P. ET AL. 2017. Different responses of free-ranging wild guanacos (*Lama guanicoe*) to shearing operations: Implications for better management practices in wildlife exploitation. *Animal Welfare* 26:49–58.
- TARABORELLI, P. A., & P. MORENO. 2009. Comparison of composition of social groups, mating system and social behaviours of *Microcavia australis* between the different Monte. *Mammalian Biology* 74:15–24.
- TARABORELLI, P., P. GREGORIO, P. MORENO, A. NOVARO, & P. D. CARMANCAHI. 2012. Cooperative vigilance: The guanaco's (*Lama guanicoe*) key antipredator mechanism. *Behavioral processes* 91:82–89.
- TARABORELLI, P., R. OVEJERO, N. SCHROEDER, P. MORENO, P. GREGORIO, & P. CARMANCAHI. 2011. Behavioural and physiological stress responses to handling in wild guanacos. *Journal for Nature Conservation* 19:356–362.
- THILL, R. E., & J. MARTIN. 1989. Deer and cattle diets on heavily grazed pine–bluestem range. *Journal of Wildlife Management* 53:540–54.
- THIRGOOD, S. J. 1990. Variation in social systems of fallow deer. University of Southampton.
- THIRGOOD, S. J. 1991. Alternative mating strategies and reproductive success in fallow deer. *Behaviour* 116:1–10.
- THIRGOOD, S., J. LANGBEIN, & R. J. PUTMAN. 1999. Intraspecific Variation in Ungulate Mating Strategies: The Case of the Flexible Fallow Deer. *Advances in the Study of Behavior* 28:333–361.
- THOMAS, D. L., & E. J. TAYLOR. 1990. Study Designs and Tests for Comparing Resource Use and Availability. *National Wildlife* 70:322–330.
- VON THUNGEN, J., & M. R. LANARI. 2010. Profitability of sheep farming and wildlife management in Patagonia. *Pastoralism*. 1:274–90.
- TINBERGEN, N. 1963. On aims and methods of Ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 20:410–433.
- DU TOIT, J. T. 2011. Coexisting with cattle. *Science* 333:1710–1711.
- TÖLÜ, C., & T. SAVAŞ. 2007. A brief report on intra-species aggressive biting in a goat herd. *Applied Animal Behaviour Science* 102:124–129.
- TORRES, H. 1985. *Distribución y conservación del guanaco*. Cambridge.
- TORSTENSON, W. L. F., J. C. MOSLEY, T. K. BREWER, M. W. TESS, & J. E. KNIGHT. 2006. Elk , Mule Deer , and Cattle Foraging on Relationships Foothill and Mountain Rangeland. *Rangeland Ecology & Management* 59:80–87.

- TOUMA, C., & R. PALME. 2005. Measuring fecal glucocorticoid metabolites in mammals and birds: The importance of validation. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1046:54–74.
- TRAVAINI, A. ET AL. 2007. An integrated framework to map animal distributions in large and remote regions. *Diversity and Distributions* 13:289–298.
- TRIVERS, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. Pp. 136–179 in *Sexual selection and the descent of man, 1871–1971* (ed. (B. Campbel, ed.)). Aldine-Atherton, Chicago, IL.
- TUCKER, C. 1979. Red and photographic infrared linear combinations for monitoring vegetation. *Remote Sensing of Environment* 8:127–150.
- URQUIETA, B., R. CEPEDA, J. E. CÁCERES, L. A. RAGGI, & J. . ROJAS. 1994. Seasonal variation in some reproductive parameters of male vicuña in the High Andes of northern Chile. *Journal of Arid Environments* 26:79–87.
- DEL VALLE, H., N. ELISSALDE, D. GAGLIARDINI, & J. MILOVICH. 1998. Desertificación del Neuquén. Página disponible en:
- VÉLIZ, C., & D. HOCES. 2007. Distribución potencial del guanaco y de la vicuña en el Perú. XII Reunión del Seminario Permanente de investigación Agraria SEPIA. Tarapoto, Perú.
- VERLINDEN, A., & R. MASOGO. 1997. Satellite remote sensing of habitat suitability for ungulates and ostrich in the Kalahari of Botswana. *J Arid Environ* 35:563–574.
- VERSIONI, N. F., R. J. G. PEREIRA, & J. M. B. DUARTE. 2009. Annual variations in fecal androgen metabolites and antler cycle of captive red brocket bucks (*Mazama americana*) in Southeast Brazil. *European Journal of Wildlife Research* 55:535–538.
- VILA, A. R., L. BORRELLI, & L. MARTÍNEZ. 2009. Dietary Overlap Between Huemul and Livestock in Los Alerces National Park, Argentina. *Journal of Wildlife Management* 73:368–373.
- VILÁ, B. 1992. Vicuñas (*Vicugna vicugna*) agonistic behavior during the reproductive season. Pp. 475–482 in *Ungulates 91, Proceedings of the International Symposium* (F. Spitz, G. Janeau, G. González & S. Aulagnier, eds.). Toulouse.
- VILÁ, B. 2012. Camélidos sudamericanos. Eudeba, Buenos Aires.
- VILÁ, B. L., & M. H. CASSINI. 1994. Time Allocation during the Reproductive Season in Vicuñas. *Ethology* 97:226–235.
- VILÁ, B. L., & G. LICHTENSTEIN. 2006. Manejo de vicuñas en la Argentina. Experiencias en las provincias de Salta y Jujuy. Pp. 121–135 in *Manejo de Fauna Silvestre en la Argentina. Programas de uso sustentable*.
- VILLALBA, L. 2004. Monitoreo de la población de Lama guanicoe voglii.
- VOETEN, M. M., & H. H. T. PRINS. 1999. Resource partitioning between sympatric wild and domestic herbivores in the Tarangire region of Tanzania. *Oecologia* 120:287–294.
- WADDLE, J. H., K. G. RICE, & H. F. PERCIVAL. 2003. Using personal digital assistants for collection of wildlife field data. *Wildlife Society Bulletin* 31:306–308.
- WAHLSTROEM, L. K., & O. LIBERG. 1995. Patterns of dispersal and seasonal migration in roe deer (*Capreolus capreolus*). *Journal of Zoology (London)* 235:455–467.

- VAN DER WAL, R., N. MADAN, S. VAN LIESHOUT, C. DORMANN, R. LANGVATN, & S. D. ALBON. 2000. Trading forate quality for quantity?for quantity ? forage quality Plant phenology and patch choice by Svalbard reindeer. *Oecologia* 123:108–115.
- WARD, D., & D. SALTZ. 1994. Forging at Different Spatial Scales: Dorcas Gazelles Foraging for Lilies in the Negev Desert. *Ecology* 75:48–58.
- WASHBURN, B. E., D. L. MORRIS, J. J. MILLSPAUGH, J. FAABORG, & J. H. SCHULZ. 2002. Using a commercially available radioimmunoassay to quantify corticosterone in avian plasma. *Condor* 104:558–563.
- WASSER, S. 2000. Fecal glucocorticoids assays and the physiological stress response in elk. *Wildlife Society Bulletin* 29:899–907.
- WASSER, S. K., K. BEVIS, G. KING, & E. HANSON. 1997. Noninvasive Physiological Measures of Disturbance in the Northern Spotted Owl. *Conservation Biology* 11:1019–1022.
- WATSON, R. M. 1969. Reproduction of wildebeest, *Connochaetes taurinus albojubatus* Thomas, in the Serengeti region, and its significance to conservation. *Journal of Reproduction and Fertility*, Supplement 6:287–310.
- WCISLO, W. 1989. Behavioral environments and evolutionary change. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20:137–169.
- WEST-EBERHARD, M. 2003. *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford Univ Press, New York.
- WHEELER, J. 1995. Evolution and present situation of the South American Camelidae. *Biological Journal of the Linnean Society* 54:271–295.
- WHEELER, J. C. 1991. Origen, evolución y status actual. P. 11–48. in *Avances y perspectivas del conocimiento de los camélidos sudamericanos: Oficina Regional de la FAO para América Latina y el Caribe*, Santiago, Chile (S. Fernández-Baca, ed.).
- WHEELER, J. C. 2006. Guanaco 1: Working to Save Peru's Endangered Guanacos. *The Camelid Quarterly* 5:39–42.
- WHITE, P. J., C. N. GOWER, T. L. DAVIS, J. W. SHELDON, & J. R. WHITE. 2012. Group dynamics of Yellowstone pronghorn. *Journal of Mammalogy* 93:1129–1138.
- WIDMAIER, E. P., T. L. HARMER, A. M. SULAK, & T. H. KUNZ. 1994. Further characterization of the pituitary–adrenocortical responses to stress in chiroptera. *The Journal of Experimental Zoology* 269:442–449.
- WIEGAND, T., J. NAVES, M. F. GARBULSKY, & N. FERNÁNDEZ. 2008. Animal habitat quality and ecosystem functioning: Exploring seasonal patterns using NDVI. *Ecological Monographs* 78:87–103.
- WIENS, J. A. 1989. Spatial Scaling in Ecology Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3:385–397.
- WILLISCH, C. S. ET AL. 2012. Male reproductive pattern in a polygynous ungulate with a slow life-history : the role of age , social status and alternative mating tactics. *Evolutionary Ecology* 26:187–206.
- WILLISCH, C. S., & P. NEUHAUS. 2010. Social dominance and conflict reduction in rutting male

- Alpine ibex, *Capra ibex*. Behavioral Ecology 21:372–380.
- WILLMS, W., A. MC LEAN, R. TUCKER, & R. RITCEY. 1980. Deer and cattle diets on summer range in British Columbia. Journal of Range Management 33:55–59.
- WILSON, E. 1975. Sociobiology : the new synthesis. Cambridge, Mass. :Belknap Press of Harvard University Press.
- WILSON, P. E. 1982. An analysis of male-male aggression in guanaco male groups. Iowa State Univ., Ames, Iowa.
- WILSON, P., & W. L. FRANKLIN. 1985. Male group dynamics and inter-male aggression of guanaco in Southern Chile. Zeitschrift Tierpsychologie 69:305–328.
- WILSTERMAN, K., N. L. MCGUIRE, R. M. CALISI, & G. E. BENTLEY. 2018. Seasonality: Hormones and Behavior ☆. Reference Module in Life Sciences:1–14.
- WINGFIELD, J. C., I. J. MOORE, W. GOYMANN, D. W. WACKER, & T. SPERRY. 2006. Contexts and Ethology of Vertebrate Aggression: Implications for the Evolution of Hormone-Behavior Interactions. Pp. 179–274 in Biology of Aggression (R. J. Nelson, ed.). Oxford University Press.
- WINGFIELD, J. C. 1988. Changes in reproductive function of free-living birds in direct response to environmental perturbations. Pp. 121–148 in Processing of environmental information in vertebrates (M. H. Stetson, ed.). Berlin: Springer-Verlag.
- WINGFIELD, J. C., D. DOAK, & T. P. HAHN. 1993. Integration of environmental cues regulating transitions of physiological state, morphology and behavior. Pp. 111–122 in Avian endocrinology (P. J. Sharp, ed.). Bristol, UK.
- WINGFIELD, J. C., T. P. HAHN, R. LEVIN, & P. HONEY. 1992. Environmental predictability and control of gonadal cycles in birds. Journal of Experimental Zoology 261:214–231.
- WINGFIELD, J. C., R. E. HEGNER, A. M. DUFTY, & G. F. BALL. 1990. The “Challenge Hypothesis”: Theoretical Implications for Patterns of Testosterone Secretion, Mating Systems, and Breeding Strategies. The American Naturalist 136:829–846.
- WINGFIELD, J. C., R. E. HEGNER, & D. M. LEWIS. 1991. Circulating levels of luteinizing hormone and steroid hormones in relation to social status in the cooperatively breeding white-browed sparrow weaver, *Plocepasser mahali*. Journal of Zoology 225:43–58.
- WINGFIELD, J. C., & G. J. KENAGY. 1991. Natural regulation of reproductive cycles. Pp. 181–241 in Vertebrate endocrinology: Fundamentals and biomedical implications (M. Schreibman & R. E. Jones, eds.). New York: Academic Press.
- WINGFIELD, J. C., R. SUYDAM, & K. HUNT. 1994a. The adrenocortical responses in snow buntings (*Plectrophenax nivalis*) and Lapland longspurs (*Calcarius lapponicus*) at Barrow, Alaska. Comparative Biochemistry and Physiology B 108:299–306.
- WINGFIELD, J. C., C. S. WHALING, & P. R. MARLER. 1994b. Communication in vertebrate aggression and reproduction: The role of hormones. P. 189–194. in The physiology of reproduction (E. Knobil & J. D. Neill, eds.). Raven Press, New York.
- WIRSING, A. J., M. R. HEITHAUS, & L. M. DILL. 2007. Fear factor: do dugongs (*Dugong dugon*) trade food for safety from tiger sharks (*Galeocerdo cuvier*)? Oecologia 153:1031–1040.

- WITHERS, P. C., C. E. COOPER, S. K. MALONEY, F. BOZINOVIC, & A. P. CRUZ-NETO. 2016. Ecological and Environmental Physiology of Mammals. Oxford University Press.
- WOOD, S. 2017. Generalized additive models. A introduction with R. Chapman & Hall.
- WRONSKI, T., A. APIO, R. WANKER, & M. PLATH. 2006. Behavioural repertoire of the bushbuck (*Tragelaphus scriptus*): Agonistic interactions, mating behaviour and parent-offspring relations. Journal of Ethology 24:247–260.
- WYNNE-EDWARDS, V. C. 1965. Self-regulating systems in populations of animals. Science 147:1543–1548.
- YEO, J. J., J. M. PEEK, W. T. WITTINGER, & C. T. KVALE. 1993. Influence of Rest-Rotation Cattle Grazing on Mule Deer and Elk Habitat Use in East-Central Idaho. Journal of Range Management 46:245.
- YOSHIHARA, Y., T. Y. ITO, B. LHAGVASUREN, & S. TAKATSUKI. 2008. . A comparison of food resources used by Mongolian gazelles and sympatric livestock in three areas in Mongolia. Journal of Arid Environments 72:48–55.
- YOUNG, J. K., & W. L. FRANKLIN. 2004a. Territorial Fidelity of male guanacos in the Patagonia of Southern Chile. Journal of Mammalogy 85:72–78.
- YOUNG, J. K., & W. L. FRANKLIN. 2004b. Territorial Fidelity of Male Guanacos in the Patagonia of Southern Chile. Journal of Mammalogy 85:72–78.
- YOUNG, J. K., & W. L. FRANKLIN. 2004c. Activity budget patterns in family-group and solitary territorial male guanacos. Revista Chilena de Historia Natural 77:617–625.
- YOUNG, T. P., T. M. PALMER, & M. E. GADD. 2005. Competition and compensation among cattle, zebras, and elephants in a semi-arid savanna in Laikipia, Kenya. Biological Conservation 122:351–359.
- ZAPATA, B. ET AL. 2004. The effect of transport on cortisol, glucose, heart rate, leukocytes and body weight in captive-reared guanacos (*Lama guanicoe*). Animal Welfare 13:439–444.
- ZINNER, D., F. PELAEZ, & F. TORKLER. 2002. Distribution and habitat of grivet monkeys (*Cercopithecus aethiops aethiops*) in eastern and central Eritrea. South African Journal of Ecology 40:151–158.